UEBER DEN

EINFLUSS DER ISOLIRUNG

AUF DIE

ARTBILDUNG

VON

DR. AUGUST WEISMANN,

PROFESSOR DER ZOOLOGIE IN FREIBURG I. BR.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1872.

Vorwort.

Nachdem die grosse Idee der Entwicklung in Bezug auf die organische Welt einmal durchgedrungen, die fruchtbare Hypothese der Descendenzlehre in die Wissenschaft als berechtigt aufgenommen worden ist, steht jetzt neben zahlreichen andern und grossen Aufgaben vor Allem auch diejenige vor unsern Blicken, die Ursachen zu erforschen, welche die Umwandlung einer organischen Form in die andere hervorrufen, festzustellen, wie weit dabei innere und wie weit äussere Momente mitwirken, sie zu sichten und den Einfluss eines jeden möglichst rein für sich zu bestimmen.

Niemand wird glauben, dass mit der Darwin-Wallace'schen Lehre von der natürlichen Züchtung die Forschung in dieser Richtung abgeschlossen sei, ich meine im Gegentheil, dass sie damit erst begonnen hat. So unzweifelhaft richtig mir auch das Princip scheint, welches durch diese Lehre zur Geltung gebracht wird, so sind wir doch noch sehr weit davon entfernt, die Grenze auch nur einigermassen bestimmt ziehen zu können, bis zu welcher es wirkt. Dass aber eine solche Grenze besteht, dass nicht alle Charaktere organischer Wesen ihre Erklärung in diesem Princip finden, dass somit natürliche Züchtung nicht der einzige Faktor der Artbildung, das scheint mir ebenso unzweifelhaft als dass natürliche Züchtung einer und einer der wichtigsten dieser Faktoren ist, und dies ist ja auch von Darwin selbst anerkannt worden. Ganz abgesehen von den Momenten, welche in der physischen Constitution der Organismen selbst liegen und welche die dunkelsten von allen sind, können die äussern Lebensbedingungen noch in mancherlei anderer Richtung und Weise auf den Process der Artentwicklung einwirken, als durch jenes Ueberleben des Passendsten, welches Darwin mit dem Namen der natürlichen Züchtung belegt hat.

Wenn ich nun in diesen Untersuchungen eines der äussern Momente hervorhebe, welches bei der Entwicklung der Arten von einiger Bedeutung zu sein scheint, nämlich die räumliche Isolirung, und den Versuch mache, die Wirkung desselben ihrem Wesen, wie ihrer Grösse nach näher zu bestimmen, so gaben mir den Anstoss dazu zwei Schriften von Dr. Moritz Wagner, in welchen derselbe eben dieses Moment der örtlichen Isolirung in den

Vordergrund stellt und ihm eine ungemein hohe — wie ich glaube, eine viel zu hohe — Bedeutung für die Artbildung zuschreibt.

Ich hatte schon auf die erste dieser beiden Schriften hin Gelegenheit genommen, mich über die von WAGNER angeregten Fragen zu äussern, wenn auch nur gelegentlich und in aller Kürze [1]. Meine Einwürfe gegen die Berechtigung eines sog. »Migrationsgesetzes« haben indessen bei WAGNER keinen Beifall gefunden; in seiner zweiten Schrift hält er die alten Ansichten fest.

Da mir die ganze Frage von der Wirkung der Isolirung auf den Process der Artentwicklung von grossem Interesse zu sein schien, so war mir die WAGNER'sche Zurückweisung meiner Einwürfe eine angenehme Gelegenheit, die früher ausgesprochnen Ansichten noch einmal einer Prüfung zu unterwerfen. Eingehendere Studien führten zu den hier mitgetheilten Resultaten, welche in mehr als einer Beziehung andere waren, als ich sie erwartet hatte, und nur in Bezug auf das WAGNER'sche Migrationsgesetz meine früheren Ansichten vollkommen unverändert liessen.

Eine förmliche Widerlegung dieses »Naturgesetzes« wird vielleicht Manchem überflüssig erscheinen, da inzwischen sehr gewichtige Stimmen sich meinen Einwürfen gegen dasselbe angeschlossen haben, keine aber dafür aufgetreten sind. Es ist aber einerseits im Interesse der fortschreitenden wissenschaftlichen Erkenntniss gewiss sehr wünschenswerth, dass irrige Meinungen so scharf und klar wie möglich als solche nachgewiesen werden, besonders auf einem Gebiete, welches zur Domäne des Dilettantismus zu werden droht, andrerseits bietet grade die Form der Controverse Gelegenheit auf manche interessante Fragen näher einzugehen, deren Einschaltung an anderm Orte nicht wohl geschehen könnte, ohne den Gang der Untersuchung zu stören.

Die Abhandlung zerfällt somit naturgemäss in zwei Hälften, deren erste, negative, sich die Widerlegung des WAGNER'schen »Migrationsgesetzes« zur Aufgabe stellt, deren zweite sich mit der positiven Untersuchung über die Wirkungen der Isolirung auf die Artbildung beschäftigen soll.

---

1) Ueber die Berechtigung der DARWIN'schen Theorie; Anhang. Leipzig 1868.

I.

Widerlegung des Wagner'schen „Migrationsgesetzes“.

Die erste der beiden Schriften, in welchen WAGNER seine Ansichten über die Wirkung der Isolirung niedergelegt hat, erschien im Jahr 1868, »Die DARWIN'sche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen«; WAGNER führte in ihr die Ansicht aus, dass »die Migration der Organismen und deren Coloniebildung die nothwendige Bedingung der natürlichen Zuchtwahl« sei, d. h. dass aus bestehenden Thier- oder Pflanzenarten sich nur dann durch natürliche Züchtung neue Varietäten oder Arten entwickeln können, wenn einzelne oder wenige Individuen aus ihrer Heimath verschlagen auf einem Gebiet eine Colonie gründen, welches durch schwer überschreitbare Schranken von ihrem Heimathlande getrennt ist.

Hätte WAGNER sich auf die Behauptung beschränkt, dass räumliche Isolirung den Process der natürlichen Züchtung wesentlich fördere und dadurch also die Entstehung neuer Arten begünstige, so würde er wahrscheinlich wenig oder gar keinen Widerspruch gefunden haben. Allerdings würde er damit auch nichts wesentlich Neues gesagt haben, denn wenn auch dieser Satz wohl noch nirgends präcis formulirt ausgesprochen worden war, so war er gewissermassen stillschweigend angenommen und als selbstverständlich vorausgesetzt. Die bekannte Thatsache, dass isolirte Gebiete relativ sehr reich an endemischen Arten sind, scheint allein

schon hinreichend, eine solche Wirkungsweise wahrscheinlich zu machen und es liessen sich Aussprüche von verschiedenen Schriftstellern anführen, welchen diese Anschauung zu Grunde liegt[1].

Ich werde später zu zeigen versuchen, dass auch sie nicht so unbedingt festgehalten werden kann, als man auf den ersten Blick glauben möchte.

WAGNER geht indessen viel weiter, nach seiner Anschauung kann »ohne Trennung und ohne längere Isolirung weniger Individuen vom Standorte der Stammart die Zuchtwahl im freien Naturzustand so wenig, wie im Zustande der Domesticität wirken« und »ohne diese Isolirung ist die Fortbildung und Befestigung individueller Merkmale eine Unmöglichkeit«. (S. 50.)

Seine Anschauung gründet sich auf einen Satz, der wohl von Niemandem angefochten werden wird, es müsste denn Jemand geneigt sein, die Umwandlung einer Art in eine neue rein nur aus inneren, d. h. im Organismus selbst gelegenen Ursachen abzuleiten und den äussern Lebensbedingungen einen jeden Antheil an dem Process abzusprechen — auf den Satz nämlich, dass eine in der Entstehung begriffene neue Abart nur dann zur Entwicklung gelangen kann, wenn die stete Kreuzung mit unveränderten Individuen der Stammart verhindert wird. WAGNER glaubt, dass diese Kreuzung durch Isolirung verhindert werden könne und nur durch diese.

Von der ersten dieser beiden Behauptungen will ich vorläufig absehen, die zweite aber schliesst offenbar eine Negation des von DARWIN und WALLACE aufgestellten Processes der natürlichen Züchtung in sich. Auch dieser Vorgang soll dadurch wirken, dass er die stete Kreuzung der entstehenden Abart mit unveränderten Individuen der Stammart verhindert. Wenn WAGNER dies dadurch zu bewirken glaubt, dass er die abändernden Individuen auf isolirtes Gebiet versetzt, so liessen es DARWIN und WALLACE dadurch zu

1) Siehe z. B. bei WALLACE, Beiträge zur Theorie der natürlichen Züchtung übersetzt von A. B. MEYER, Erlangen 1870; Artikel: »Die malayischen Papilionidae«.

Stande kommen, dass sie annahmen, die Abänderung gewähre ihren Trägern einen Vortheil im Kampfe ums Dasein, führe also einerseits zu einer steten Vermehrung der abgeänderten, andrerseits zu einer steten Verminderung der nicht abgeänderten Individuen bis zu ihrem vollständigen Verschwinden. Die fortwährende Kreuzung mit nicht abgeänderten Individuen wird nach DARWIN-WALLACE dadurch verhindert, dass Letztere einer fortwährenden Decimirung unterliegen.

Wenn nun, wie wir gesehen haben, WAGNER's ganzes »Migrationsgesetz« darauf beruht, dass nur durch Isolirung diese für das Aufkommen einer Abart verderbliche Kreuzung verhindert werden kann, so liegt also in dieser Behauptung unzweifelhaft eine Negation des Princips der natürlichen Züchtung und man darf mit Recht erstaunt sein, wenn man findet, dass der Entdecker des neuen »Naturgesetzes« sich dieser Negation nicht im Geringsten bewusst ist, sondern fortwährend vom Zusammenwirken der Isolirung und der natürlichen Züchtung spricht.

So heisst es schon in der Vorrede S. VII:

»Die Migration der Organismen und deren Coloniebildung ist nach meiner Ueberzeugung die nothwendige Bedingung der natürlichen Zuchtwahl. Sie bestätigt dieselbe, beseitigt die wesentlichsten dagegen erhobenen Einwürfe und macht den ganzen Naturprocess der Artenbildung viel klarer und verständlicher, als es bisher gewesen.«

WAGNER war sich nicht bewusst, das DARWIN'sche Princip verneint zu haben, und man muss es als einen Fortschritt begrüssen, wenn er in einer zweiten Publikation die »tiefe Ueberzeugung« bekennt, dass »die natürliche Züchtung in dem von DARWIN aufgefassten Sinne ein Irrthum ist«.

Vielleicht darf ich mir selbst das Verdienst zuschreiben, einen kleinen Antheil an der Klärung von WAGNER's Ansichten gehabt zu haben.

Beim Erscheinen der ersten WAGNER'schen Schrift war ich gerade mit der Herausgabe einer akademischen Rede »Ueber die

Berechtigung der DARWIN'schen Theorie« beschäftigt und es schien mir nothwendig, in einer Schrift, welche von der DARWIN'schen Theorie handelte, Ansichten zu besprechen, welche nicht etwa nur einen untergeordneten Punkt dieser Lehre anders darstellen, sondern, wie mir es wenigstens schien, geradezu den »Kern« derselben, »die natürliche Züchtung«, in Frage stellen. Ich besprach deshalb in einem kurzen Anhang »den Einfluss der Wanderung und räumlichen Isolirung auf die Artbildung«. Weit entfernt davon, einen jeden Einfluss der von WAGNER in den Vordergrund gestellten Motive zu läugnen, gab ich vielmehr zu, dass dieselben den Bildungsprocess der Arten wesentlich fördern können, musste aber allerdings bestreiten, dass sie die unerlässliche Vorbedingung für jede Artbildung sind und damit also auch die Berechtigung des WAGNER'schen Migrationsgesetzes.

WAGNER antwortete hierauf in einem Vortrag, der vor der bairischen Akademie der Wissenschaften zu München am 2. Juli 1870 gehalten wurde und unter dem Titel: »Ueber den Einfluss der geographischen Isolirung und Coloniebildung auf die morphologischen Veränderungen der Organismen«[1]) gedruckt wurde.

Er sucht in dieser zweiten Schrift die von mir vorgebrachten Einwürfe zu widerlegen und hält im Wesentlichen an seiner früheren Ansicht fest, die nur etwas schärfer und consequenter ausgebildet und zu einer eigenen Theorie der Artbildung entwickelt wird, der sogenannten »Separationstheorie«.

Nur in einem Punkte beschränkt WAGNER seine früheren Annahmen und zwar in Folge eines Einwurfs, den HÄCKEL ihm inzwischen gemacht hatte.

HÄCKEL[2]) hatte daran erinnert, dass eine Menge von niederen Organismen sich ungeschlechtlich fortpflanzen, also ohne dass eine Kreuzung der Individuen und eine Vermischung ihrer Cha-

1) München, Akademische Buchdruckerei von F. STRAUB.

2) Natürliche Schöpfungsgeschichte. Zweite Auflage. Berlin 1870. S. 329.

raktere bei der Fortpflanzung stattfindet. Da nun die Wirkung der Migration (nach WAGNER) auf Verhinderung einer Kreuzung beruhen soll, so kann sie nur bei Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung in Betracht kommen. WAGNER beschränkt deshalb in seiner jüngsten Schrift das »Migrationsgesetz der Organismen« auf »die höheren Organismen mit getrennten Geschlechtern«.

Die in dieser Schrift vorgenommene Umwandlung des »Migrationsgesetzes« in eine »Separationstheorie«, ändert in Bezug auf meine Polemik Nichts, da die Grundlage beider Ausführungen die nämliche ist. Sie concentrirt sich in dem Satze: »Die Isolirung eines Individuums oder Paares ist bei allen Organismen, welche durch Kreuzung sich fortpflanzen, die nothwendige Bedingung, also die nächste Ursache, dass eine neue typische Form entsteht.« (Schrift II. S. 10.)

Ich halte diesen Satz für irrig und somit bedarf es keiner weiteren Begründung, warum ich auf die Einzelheiten der sog. Separationstheorie nicht eingehe, deren Grundlage ich für fehlerhaft halte. Ohnehin ist dieselbe vorläufig nur eine skizzenhafte Reihe von Behauptungen. Ich werde mich darauf beschränken dürfen, diese Grundlage als irrig nachzuweisen.

Ehe ich indessen diese Widerlegung versuche, wird es gut sein, vorauszuschicken, in welcher Weise WAGNER das Fundament seiner Ansichten mit Gründen zu stützen vermochte. Der hohe Werth, den er der räumlichen Isolirung zuspricht, beruht auf der Ansicht, dass durch Isolirung die stete Kreuzung abgeänderter mit nicht abgeänderten Individuen verhindert werde. In der ganzen ersten Schrift wird man aber vergeblich nach einer Begründung dieses Satzes suchen.

WAGNER scheint es als selbstverständlich zu betrachten, dass ein irgendwie abgeändertes Individuum, wenn es in fortpflanzungsfähigem Zustand auf isolirtes Gebiet geräth, dort Nachkommen hinterlässt, welche alle oder zum grössten Theil ebenso abgeändert sind, wie es selbst. Und doch ist es nicht nur unwahrscheinlich, sondern sogar geradezu aller Erfahrung wider-

sprechend, dass geschlechtlich sich fortpflanzende Thiere die Eigenthümlichkeiten eines der Aeltern auf alle Kinder vererben! Ich habe schon früher auseinandergesetzt[1]), dass, wenn die zu fixirende Eigenthümlichkeit auch nur bei einigen der Nachkommen fehlt, sofort eine Kreuzung von abgeänderten mit nicht abgeänderten Individuen beginnen muss. Die Isolirung leistet also nicht, was sie nach WAGNER leisten soll; eine Kreuzung der beginnenden Varietät mit der Stammform wird durch Isolirung nicht vermieden. Die Richtigkeit dieser Darlegung scheint unbestreitbar und ist auch inzwischen von Andern, so von CLAUS[2]), anerkannt worden.

In seiner zweiten Schrift berührt WAGNER diesen wunden Fleck seiner »Theorie«, aber nur ganz flüchtig und ohne geradezu einen Versuch zu machen, meinen Einwurf zu beseitigen. Es heisst dort, S. 8: »Bekanntlich vererben auch die Veränderungen, die neugebildeten Merkmale einer Varietät, wenn dieselben nicht durch Vermischung zahlreicher Artgenossen wieder verwischt werden, sehr leicht und gerne auf die Nachkommen.« Gesetzt, es stünde dies fest, so fehlt doch gerade eben der Nachweis, dass »diese Vermischung mit zahlreichen Artgenossen« durch die Isolirung beseitigt wird.

Ich gehe über zur Widerlegung des Fundamentalsatzes der Separationstheorie: Die Isolirung ist die nothwendige Bedingung, dass eine neue typische Form entsteht, und frage: ist es richtig, dass nur durch Isolirung und nachfolgende Coloniebildung aus irgend welcher Ursache neu auftretende Charaktere konstant werden und zur Entstehung einer neuen Art den Anlass geben können?

Es ist wohl unbestreitbar und wird auch von WAGNER, wie es scheint, nicht in Zweifel gezogen, dass, wenn es gelänge zu zeigen, dass zu irgend einer Zeit einmal eine Art mitten in ihrem

1) A. a. O. S. 33.

2) Grundzüge der Zoologie. 2. Auflage. 1871. S. 57.

Verbreitungsgebiet sich in eine neue Art umgewandelt oder eine neue Art aus sich hätte hervorgehen lassen, diese Frage mit »Nein« beantwortet werden müsste.

Ich habe nun in der oben erwähnten Kritik der Migatrions-idee eine Reihe von Thatsachen angeführt, welche die Umwandlung einer Art in eine oder mehrere neue Formen auf ein und demselben Wohngebiete wahrscheinlich machen sollten.

Bei weitem die wichtigsten unter diesen sind diejenigen, welche sich auf die höchst auffallenden Umwandlungen einer kleinen Süsswasserschnecke aus der älteren Tertiärzeit beziehen. Diese Schnecke ist bis jetzt trotz aller Nachforschungen doch noch nirgend anderswo entdeckt worden, als in den Ablagerungen eines Süsswassersees, welche sich bei dem Dorfe Steinheim auf der rauhen Alb nordöstlich von Ulm, direkt auf dem Jura lagernd vorfinden. Schon frühere Untersucher hatten nicht übersehen, dass eine kleine Schnecke, welche zu Millionen viele Schichten der dortigen Ablagerungen anfüllt, in einer grossen Zahl weit von einander abweichender Varietäten vorkommt, die durch zahlreiche Mittelformen mit einander verbunden werden.

Schon im Jahr 1751 wurden von Keyssler »fünf dieser Varietäten unterschieden« und später der Gattungsname *Valvata* für sie angenommen, während einige andere dazugehörige Formen unter dem Gattungsnamen *Planorbis* zusammengefasst wurden.

Der neueste, sehr sorgfältige Beobachter, Hilgendorf, wies indessen nach[1], dass beiderlei Varietäten zusammengehören, und dass Beide nicht der Gattung *Valvata* zugehören — was schon der fehlende Schalendeckel beweist — sondern dass sie der Gattung *Planorbis* zugezählt werden müssen. Indem er den alten Artnamen »*multiformis*« beibehielt, fasste er alle die erwähnten Varietäten, deren er neunzehn aufstellt, unter dem Namen *Planorbis multiformis* zusammen.

---

1) »Ueber *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süsswasserkalk«. Monatsbericht der Berliner Akademie. 1866. S. 474.

Erst die sehr genauen und ins Einzelne gehenden Untersuchungen dieses Beobachters haben die Beziehungen der verschiedenen »Varietäten« dieses *Planorbis multiformis* ins rechte Licht gesetzt, indem sie zeigten, dass es sich hier nicht etwa um eine im gewöhnlichen Sinn sehr variable Art handle, eine Art, von welcher zahlreiche Varietäten und Zwischenformen gleichzeitig nebeneinander lebten, sondern dass die verschiedenen Varietäten verschiedenen, ganz regelmässig übereinander gelagerten Schichten angehören, mithin der Zeit nach auf einander gefolgt sind, dass wir demnach hier eine, oder genauer mehrere Reihen von Formen vor uns haben, wie sich dieselben durch Transmutation im Zeitraum einer geologischen Periode auseinander entwickelt haben und zwar — worauf es hier gerade besonders ankommt — an ein und demselben Ort, dem Verbreitungsgebiete der Art, in ein und demselben Süsswassersee.

Wagner sieht nun in dieser Umwandlungsgeschichte des *Planorbis multiformis* trotzdem keinen Beweis gegen das »Separationsgesetz«. Nicht dass er etwa die Thatsachen oder ihre Auslegung anzweifelte. Auch er erkennt die allerdings ungewöhnlich klar vorliegende Entstehungsgeschichte der von Hilgendorf unterschiedenen neunzehn Racenformen des *Planorbis multiformis* an, findet sie aber mit seinen Anschauungen ganz im Einklang.

Wagner meint, »auch ein Seebecken von mässiger Ausdehnung sei für eine schwerfällige Süsswasser-Schnecke gross genug, um die allmälige Bildung verschiedener Ansiedlungen in sehr verschiedenen Tiefen und mit der Isolirung die allmälige Entstehung von neuen Racenformen zu gestatten«. (A. a. O. S. 15.)

Wagner betrachtet also den Steinheimer See in Bezug auf die Verbreitung des *Planorbis multiformis* nicht als eine Einheit, er meint, dass die je frühere Form dieser Schnecke nur einen Theil des Sees als ihr Verbreitungsgebiet bewohnt habe, und dass von hier dann einzelne Auswanderer nach andern Theilen des Sees gelangt und dort in relativer Isolirung sich zu Colonien der je spä-

teren Formen entwickelt hätten. Es lässt sich leicht nachweisen, dass diese Anschauung vollkommen irrig ist.

Einmal sprechen schon die Faunen unsrer jetzigen Seen gegen eine solche Auffassung. Heutzutage finden wir keine auf einzelne Buchten beschränkte Lokalvarietäten unsrer *Planorbis-* oder *Limnaeus-* Arten, während die Stammform die übrigen Theile des Sees bewohnte, sondern Stammform und etwa vorhandene Varietäten sind gleichmässig über alle Theile des Sees verbreitet, soweit überhaupt geeignete Lebensbedingungen für sie sich vorfinden. Die bei weitem zahlreichsten Arten und Varietäten gehören auch nicht einem einzelnen See an, sondern finden sich in sehr vielen Sümpfen und Seen einer weit ausgedehnten Länderstrecke. Gibt es doch Arten, welche über den ganzen Norden der alten Welt verbreitet sind, und einige von ihnen ziehen sich sogar noch über den grössten Theil von Nordamerika hin, so z. B. *Limnaeus palustris*.

Wenn jeder See so fruchtbar in der Hervorbringung von Arten gewesen wäre, wie der Steinheimer, so würde jetzt eine ganz ungeheure Masse von Süsswasserschnecken auf der Erde leben. Offenbar mussten ganz besonders günstige Umstände zusammenwirken, um in dem Steinheimer See eine ganze Reihe nur ihm angehöriger Arten hervorzubringen. Eine grosse Stetigkeit der geologischen Entwicklung, welche ein abwechselndes Füllen und Austrocknen des Sees verhinderte, vollständige Isolirung von andern Seen, welche den Kampf mit neuen Einwanderern verhinderte, mögen vielleicht in Verbindung mit einer grossen Biegsamkeit der specifischen Natur grade dieser Art, zur Hervorbringung einer endemischen *Planorbis*-Fauna zusammengewirkt haben.

Es ist übrigens nicht nur gegen die Erfahrung, sondern auch a priori durchaus unwahrscheinlich, dass eine Schneckenart in dem See, welchen sie bewohnt, irgend eine für sie brauchbare Stelle unbewohnt lassen sollte. Nehmen wir an, dass ein Individuum jährlich nur zehn Nachkommen erzeuge, die dann im nächsten Jahre fortpflanzungsfähig würden, eine Annahme, die um ein Vielfaches

zu gering ist, so würde doch zehn Jahre nach der Einwanderung einer einzigen befruchteten Schnecke die Zahl der in diesem Jahre neugeborenen Schnecken zehn Milliarden betragen. Niemand wird zweifeln, dass eine so kolossale Masse von Schnecken hinreichen würde, um jeden Winkel in dem ganzen kleinen See mit ihnen anzufüllen, der nur irgendwie die geeignete Nahrung sowie die sonstigen Lebensbedingungen für sie darböte. Was will aber ein Jahrzehend sagen, wenn von dem langsamen Process der Neubildung von Arten die Rede ist! Die dünnste Schicht, welche von einer der vielen Formen von *Planorbis multiformis* gebildet wird, besitzt doch immerhin eine Dicke von 23 Zoll. Wenn wir nun auch über die absolute Zeit, welche nöthig war, um einen Niederschlag von bestimmter Dicke, zum grössten Theil aus Schneckenschalen bestehend, zu erzeugen, nur wenige und unsichere Anhalte besitzen, so kann doch so viel mit Sicherheit behauptet werden, dass eine Schicht von dieser Dicke in einem ruhigen Landsee, über welchen niemals plötzliche Katastrophen hereinbrachen, sondern die Niederschläge ruhig und stetig zugeführt wurden, sicherlich mehr als ein Jahrzehend, wahrscheinlich auch mehr als ein Jahrhundert zu ihrer Bildung gebraucht haben muss. Die Lebensdauer auch der kurzlebigsten Art muss sich demnach immer über einen längeren Zeitraum erstreckt haben, als zur vollständigen Besetzung des Sees nothwendig war. Jeder bewohnbare Winkel des Sees muss früher thatsächlich von ihr bewohnt worden sein, als ihre Lebensdauer abgelaufen war und die Bildung einer neuen Varietät begann.

Wagner wird mir dies zugeben, wird aber vermuthlich einwerfen, dass alle Lokalitäten des Sees, für welche die primäre Art nicht wohl angepasst war, frei bleiben mussten, und dass grade nach diesen hin sich die Wanderung und Bildung einer besser angepassten Varietät gerichtet haben müsste; nach seiner Meinung konnten sich Ansiedlungen in »sehr verschiednen Tiefen« und »in den verschiedenen Buchten« des Sees gebildet haben.

Was zuerst die verschiednen Tiefen angeht, so kann davon bei einer *Planorbis*-Art wohl nicht die Rede sein. Die Gattung *Planorbis* gehört bekanntlich — wie die meisten Süsswasserschnecken — zu den Lungenschnecken (*Pulmonata*), welche alle nahe der Oberfläche leben müssen, da sie die Luft direkt athmen und zu diesem Zweck von Zeit zu Zeit an die Oberfläche des Wassers steigen.

Wagner wird die »sehr verschiednen Tiefen«, in denen er seine Auswanderer ansiedeln will, zwischen dem Wasserspiegel und einer Tiefe von etwa zwanzig Fuss auswählen müssen, denn tiefer steigt keine Lungenschnecke hinab und auch in diese geringe Tiefe gerathen sie nur vorübergehend, halten sich aber für gewöhnlich an dem Wasserspiegel, oder wenige Fuss darunter, auf.

Es bleiben also für Wagner noch die »verschiednen Buchten«, in denen neue Varietäten durch Coloniebildung entstanden sein könnten. Nun habe ich bereits alle Buchten, welche geeignete Lebensbedingungen für die Stammart boten, ausgeschlossen, indem ich zeigte, dass sie von der Stammart bereits besetzt sein mussten, als die Neubildung einer Varietät begann. Es kann demnach nur von solchen Buchten die Rede sein, welche andere und zwar für die Stammart nicht geeignete Lebensbedingungen darbieten.

Hätten wir es mit einem See von der Ausdehnung der drei grossen zusammenhängenden Seen Nordamerika's zu thun, welche zusammen sich über etwa 7 Breitegrade erstrecken, also immerhin einigermassen verschiedne klimatische Verhältnisse in ihren nördlichen und südlichen Theilen darbieten, so könnte die Wagner'sche Behauptung Manchem plausibel erscheinen; jedenfalls könnte sie nicht ohne thatsächliche Beweise des Gegentheils zurückgewiesen werden.

Ja hätte der Steinheimer See nur die Grösse unseres Bodensee's gehabt, so liesse sich mit Berufung auf kalte und wärmere Zuflüsse, vielleicht auf warme, wenn auch unbekannte Quellen, auf lange nur durch engen Zugang mit dem Hauptsee zusammen-

hängende Seearme, welche sich hierdurch eine höhere oder niedere Temperatur bewahren könnten, die Möglichkeit halbwegs isolirter Stationen mit veränderten Lebensbedingungen konstruiren. Allein der Steinheimer See betrug an Länge in seinem grössten Durchmesser etwa eine Viertelstunde und seine Gestalt war ziemlich genau kreisförmig. Es konnte also weder von Buchten in irgend welcher Ausdehnung noch von verschiedenen Lebensbedingungen in denselben die Rede sein. Wir werden somit schon allein durch diese Betrachtungen genöthigt den See dieser Schnecke gegenüber als ein einheitliches Wohngebiet zu betrachten, welches keinerlei Isolirungsstationen darbot.

Den förmlichen Beweis dafür aber finden wir in der Art der geologischen Ablagerung.

Wenn die neuen Arten[1]) von *Planorbis multiformis* durch Isolirung in Buchten entstanden wären, welche noch nicht von der Stammart bewohnt wurden, so müssten sich die Schalen der Uebergangsformen zwischen Stammart und neuer Art an andern Stellen des Seebodens abgelagert finden, als die der Stammart. Dies ist nun nicht der Fall, sondern die Uebergangsformen liegen mit der Stammform an der nämlichen Stelle, nur über denselben. Schritt für Schritt lässt sich die Umwandlung verfolgen, denn die Schalen sind genau so übereinander gelagert, wie ihre Träger nach einander gelebt haben müssen; zu unterst liegt die Stammart, dann kommen unbedeutende Abweichungen von der Stammart, dann stärkere Abweichungen, und zu oberst liegt die ausgebildete neue Art.

Wagner könnte vielleicht einwerfen, dass die Ablagerung verschiedener Schalen an demselben Ort durchaus kein Beweis dafür sei, dass ihre Besitzer auch an demselben Ort gelebt hätten. Im Allgemeinen gewiss nicht; allein in diesem Falle schliesst die ungemeine Regelmässigkeit der Ablagerung einen jeden irgendwie erheblichen Transport der Schalen aus, wie dies die vortreffliche Erhal-

---

1) Ich bediene mich schon hier des Ausdruckes »Art« statt »Race«; die Begründung hierfür folgt weiter unten.

tung derselben bei ihrer grossen Dünne und Zerbrechlichkeit ohnehin schon thun würde. Die neunzehn Arten von *Planorbis multiformis*, welche Hilgendorf unterscheidet, finden sich nicht bunt durch einander gemengt, wie ältere Untersucher glaubten, aber auch nicht eine jede an einer andern Stelle des ehemaligen Seebodens, sondern mit Ausnahme einer einzigen, des *Planorbis multiformis aeque-umbilicatus*, alle beisammen am Nord- und Südrande, sowie in der Mitte des kesselförmigen Seebeckens und zwar sind sie hier so genau nach ihrer Verwandtschaft über einander geordnet, dass an eine Störung der Ablagerung durch Verschwemmung nicht zu denken ist, und man der Annahme nicht entgehen kann, dass die Schnecken, welche in einer Schicht beisammen liegen, nicht nur gleichzeitig, sondern auch an demselben Ort mit einander gelebt haben.

Ein etwas genaueres Eingehen wird dies klar machen.

Hilgendorf unterscheidet petrographisch etwa 40 Schichten, welche zusammen etwa 45′ Mächtigkeit besitzen würden, falls sie sämmtlich an der nämlichen Stelle in günstiger Weise entwickelt wären. »In der gesammten Schichtenfolge vertheilen sich die Varietäten des *Planorbis multiformis* in der Weise, dass einzelne Schichten als Schichtenfolgen durch das ausschliessliche Vorkommen oder durch Vorherrschen einzelner oder mehrerer Varietäten charakterisirt werden, welche sich innerhalb der Schicht konstant oder wenig variirend verhalten, zur Grenze gegen die folgende Schicht hin aber durch Uebergänge zu den nachfolgenden Formen herüberführen. Dieses Verhalten gestattete, die ganze Ablagerung in 10 Zonen zu theilen und die Entwicklung der Varietäten des *Planorbis multiformis* innerhalb dieser Zonen in der Form eines Stammbaums darzustellen«. (A. a. O. S. 477—78.) So Hilgendorf.

Fassen wir nun eine der Zonen näher ins Auge, z. B. die vierte. Sie enthält drei *Multiformis*-Arten, den »eckigen *discoideus*, den schön gerundeten *Pl. m. Kraussii* und den winzigen *minutus*«. Diese drei Formen sind unter einander nicht durch Ueber-

gangsformen verknüpft, sondern bilden scharf geschiedene Gruppen, »so dass man glaubt, verschiedene Species vor sich zu haben«. Ganz anders, wenn man nun zur Untersuchung der Uebergangsschicht schreitet, welche zu Zone fünf führt. Hier treten neben *minutus* eine grosse Anzahl mehr oder minder abweichender Uebergangsformen auf, welche einerseits nach der Varietät *triquetrus*, andrerseits nach der Varietät *costatus* hinleiten. Besonders die letzte Uebergangsform ist sehr interessant, weil sie Schritt für Schritt die Umwandlung des *minutus* in den *costatus* erkennen lässt. Die Anwachsstreifen, welche bei *minutus* sehr fein und kaum sichtbar sind, werden »in der Grenzschicht bei vielen Exemplaren gröber, bleiben aber dicht gedrängt und so wenig regelmässig, dass von »Rippen« noch nicht die Rede sein kann; erst in der nächsten Schicht greift die Regelmässigkeit durch, und in der folgenden werden dann die Rippen immer stärker, bis in Zone fünf *costatus*, *minutus* und *triquetrus* wie drei Species scharf geschieden neben einander liegen«.

Wie wäre dieser Befund mit der WAGNER'schen Buchten-Theorie in Einklang zu bringen? Welche undenkbaren Zufälle müssten angerufen werden, um die Schalen der beiden aus *minutus* hervorgegangenen neuen Arten aus fernen Buchten nach gemeinsamer Lagerstätte zu denen der Stammart zu führen und in solcher Regelmässigkeit abzulagern! Und nun müssten vorher doch auch die Schalen der Uebergangsformen auf dieselbe wunderbare Weise vom fernen Wohnort nach der Lagerstätte von *minutus* hingeführt worden sein. Und dann müsste es bei allen übrigen 18 Arten eben so wunderbar gelungen sein, die Entstehung der Arten in besondern Buchten durch gemeinsame Lagerstätte zu maskiren. In der fünften Zone liegen neben *minutus* und seinen beiden Sprösslingen *costatus* und *triquetrus* auch noch die beiden Arten *Kraussii* und *discoideus*, welche sich von der vierten Zone her unverändert erhalten haben und erst gegen die sechste Zone hin Sprösslinge liefern: *Kraussii* verwandelt sich in *pseudotenuis*, *discoideus* aber spaltet sich in zwei Formen: *rotundatus* und *trochiformis*.

Aehnlich wie die vierte verhalten sich alle Zonen, es liegen in ihnen nebeneinander eine verschiedne Anzahl scharf geschiedener *Multiformis*-Arten und erst in der Schicht, welche den Uebergang zur folgenden Zone vermittelt, treten dann zahlreiche Zwischenformen auf, welche zu den wiederum scharf gesonderten Formen der folgenden Zone hinleiten; die Schalen finden sich also genau nach ihrer Form-Verwandtschaft angeordnet. Bei solcher Regelmässigkeit der Lagerung ist an wesentliche Störungen während der Ablagerung nicht zu denken: die in einer Schicht beisammen liegenden Arten haben nicht nur gleichzeitig, sondern sie haben auch an dem gleichen Ort gelebt und die WAGNER'sche Hypothese von Entstehung der Varietäten in verschiednen Buchten ist ganz unhaltbar. Damals wie jetzt bildete das Wasser für Wasserschnecken kein Mittel der Trennung, sondern der Verbindung und die verschiednen Buchten eines Landsees wurden nicht von isolirten Colonien bewohnt, welche ihre Form relativ selbstständig weiterentwickelten, sondern der See bildete eine Einheit, welche von einer oder mehreren nahe verwandten Arten bewohnt wurde. Denn dass wir von »Arten« und nicht von Varietäten gesprochen haben würden, falls wir zur Zeit irgend einer der Zonen gelebt und die Schneckenfauna des Steinheimer Sees untersucht hätten, kann keinem Zweifel unterliegen. Zur Zeit der Ablagerung von Zone vier würden wir *Planorbis minutus*, *discoideus* und *Kraussii* bei einander an den gleichen Lokalitäten gefunden und würden uns nicht im geringsten erstaunt haben, dass diese »Species« sich nicht unter einander vermischten. Hätten wir einige Jahrhunderte später zur Bildungszeit der Uebergangsschicht, welche nach der fünften Zone führt, wieder in den See schauen können, so würden wir dort immer noch dieselben drei *Planorbis*-Arten vorgefunden haben, allein die eine von ihnen (*minutus*) in Gemeinschaft mit zahlreich auftretenden Varietäten. Eine Säkularperiode später, zur Zeit als die fünfte Zone abgelagert wurde, hätten wir dann wieder nur scharf geschiedne Species neben einander gefunden und zwar jetzt 5 an der Zahl, neben den 3 schon früher vor-

handnen noch die aus *minutus* hervorentwickelten *costatus* und *triquetrus*.

WAGNER findet es mit seinem »Migrationsgesetz« im schönsten Einklang, dass sich in dem kleinen Seebecken von Steinheim, welches »weder einen so weiten Raum, noch so verschiedne Tiefen darbietet wie ein Meer« — »nur wenig abweichende Racenformen und nicht scharf geschiedne Species« gebildet hätten.

Man betrachte aber nur einmal die Tafel mit Abbildungen, welche der HILGENDORF'schen Abhandlung beigegeben ist! Wer würde zweifeln *Pl. multiformis sulcatus* (Fig. 4) und *discoideus* (Fig. 5), und wiederum *discoideus* und *trochiformis* (Fig. 6) für »sehr gute Species« zu halten? Man vergleiche das thurmförmige Gehäuse von *trochiformis* mit dem scheibenförmigen von *costatus* oder dem walzenförmigen, mit freien Umgängen versehenen von *denudatus*, ob es irgendwie sich rechtfertigen lässt, hier von »nur wenig abweichenden Raceformen« zu reden!

Meiner Ansicht nach müssen alle 19 HILGENDORF'sche »Varietäten« als Arten betrachtet werden. Einmal zeigen sie hierfür hinreichend grosse und scharfe Unterschiede der Form, und dann sind die gleichzeitig lebenden unter ihnen nicht durch Zwischenformen verbunden, sondern ganz wie sog. »gute Species« unter den jetzt lebenden Thieren stehen sie morphologisch unvermittelt neben einander. Dass sie gemeinsamen Ursprung haben und durch Uebergangsreihen aus früheren Erdperioden verknüpft werden, das kann doch für einen Anhänger der Descendenztheorie kein Grund sein, ihnen den Artcharakter abzusprechen.

Wenn uns die Entwicklung der *Planorbis*-Arten im Steinheimer See mit einer Reihe von Fällen bekannt machte, in welchen neue Charaktere zur Herrschaft gelangten ohne vorhergegangene Wanderung und Isolirung der Stammform, so gibt es eine ganze Reihe von Thatsachen, welche beweisen, dass dies nicht blos ausnahmsweise geschieht, sondern ein sehr häufiger Fall ist.

Dahin gehören alle jene Fälle, in welchen die abgeänderte Form nicht als besondere Art auftritt, sondern nur als ein Theil

der Stammart, also mit ihr in demselben Bannkreis der Art steht und so unzertrennlich mit ihr verbunden ist, dass dieselbe an keinem Orte lebensfähig auftreten kann, es seien denn beide Formen, die ursprüngliche und die abgeänderte, gleichzeitig vorhanden. Ich meine die Fälle von *sexuellem Dimorphismus* und zum Theil auch jene von *Polymorphismus*.

Schon früher habe ich an die zwei- und mehrfachen Formen erinnert, unter welchen das eine Geschlecht mancher Arten auftritt, an die doppelten Männchen, welche Fritz Müller bei *Tanais dubius* und *Orchestia Darwinii* nachgewiesen hat, sowie an die durch Wallace entdeckten dreifachen in Färbung und Gestalt verschiednen Weibchen von *Papilio Memnon* und andern *Papilioniden*.

In Bezug auf die meisten dieser Fälle liesse sich freilich im Sinne Wagner's einwerfen, der Nachweis sei erst noch beizubringen, dass die verschiednen Formen von Männchen oder Weibchen auch wirklich an ein und demselben Orte, an dem sie jetzt neben einander leben, entstanden seien. Die Möglichkeit, dass polymorphe Formen einer Art auf getrennten Gebieten entstanden sind, lässt sich, wie mir scheint, auch gar nicht bestreiten, wenn es auch andrerseits Fälle gibt, in denen das Gegentheil nachgewiesen werden kann. Ich ziehe es deshalb vor, mich statt an die doch immerhin seltenen Fälle des *Polymorphismus* an die viel bekannteren und weit häufigeren Erscheinungen des *Dimorphismus* zu halten.

Die so weit im Thierreich verbreitete Formverschiedenheit der Geschlechter, das Vorhandensein sekundärer Geschlechtscharaktere, oder, wie ich mich kurz ausdrücken möchte: der sexuelle *Dimorphismus* beweist unwiderleglich, dass eine Art sich in zwei Formen auf ein und demselben Wohngebiet spalten kann, sowie dass dies in einer Unzahl von Fällen wirklich geschieht.

Der sexuelle *Dimorphismus* findet sich nirgends schärfer ausgeprägt als bei Vögeln und bei Schmetterlingen. Bei Beiden sind es meistens die Männchen, welche vom ursprünglichen Typus abweichen, brillanter gefärbt und meist auch anders gestaltet und

gezeichnet sind, und es lässt sich mit grosser Sicherheit nachweisen — und der Nachweis ist durch Darwin bereits geliefert worden — dass diese Verschiedenheiten der Geschlechter, in vielen Fällen wenigstens, nicht plötzlich entstanden sind, sondern allmälig. Es liess sich dies schon ohne tiefere Forschungen daraus ableiten, dass solche sekundäre Geschlechtscharaktere bei ein und derselben Art in den verschiedensten Graden der Ausbildung sich vorfinden, sowie daraus, dass solche Abstufungen in noch weiterer Ausdehnung bei den verschiednen Arten einer Gattung, zuweilen auch einer ganzen Familie auftreten, den strikten Nachweis dafür hat aber erst Darwin [1]) geliefert durch seine geniale Untersuchung der Augenflecken auf dem Gefieder der Hühnervögel. Er wies unwiderleglich nach, wie diese komplicirten Zeichnungen sich ganz allmälig aus einfachen Flecken und Streifen entwickelt haben müssen. Sobald dies aber feststeht, sobald sich der Differenzirungsprocess über mehrere Generationen hinauszieht, kann offenbar an eine Fixirung der neuen Charaktere durch örtliche Isolirung gar nicht mehr gedacht werden.

Es darf indessen nicht verschwiegen werden, dass die Möglichkeit eines plötzlichen Auftretens neuer Charaktere keineswegs ausgeschlossen ist, ja, dass wir guten Grund zu der Vermuthung haben, dass auch dieses thatsächlich vorkommt.

Gesetzt also den Fall, Wagner sei berechtigt, die plötzliche Entstehung der brillantern Farben z. B. des Männchens einer Vogelart anzunehmen, er dächte sich also die Entstehung dieser männlichen Charaktere so, dass ein zufällig derartig abgeänderter Mann auf isolirtes Gebiet geräth, dort mit Hülfe eines ebenfalls verschlagenen Weibchens eine Colonie gründet und seine vom gewöhnlichen Typus abweichenden Eigenschaften auf seine männlichen Nachkommen überträgt; abgesehen von allen andern Wunderlichkeiten dieser Vorstellung, wie wäre es zu erklären, dass dieser Mann seine

---

1) Darwin, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Bd. II. S. 118.

neuen Charaktere nicht nur auf einen Theil, sondern auf alle seine männlichen Nachkommen überträgt, da er doch zur Fortpflanzung auch eines Weibes bedarf und dieses Weib weder selbst die neuen männlichen Charaktere besitzt, noch in ihrem Blute irgend welchen Keim tragen kann, Charaktere zu vererben, die Keiner ihrer Vorfahren besessen hatte? Und wenn somit ein Theil der männlichen Nachkommen die neuen Charaktere nicht erhält, wo bleibt dann die Isolirung? Wir gelangen hier wieder zu dem Eingangs bereits erwähnten Irrthum WAGNER's, demzufolge örtliche Isolirung die Kreuzung mit der Stammform verhindert.

Mögen nun sekundäre Sexualcharaktere plötzlich oder allmälig entstehen, in beiden Fällen findet nothwendigerweise eine fortwährende Kreuzung mit der unveränderten Form des andern Geschlechtes statt, ganz abgesehen davon, dass im Anfang des Processes auch die Mehrzahl des abändernden Geschlechtes noch unverändert ist. Von räumlicher Isolirung kann also wohl nicht die Rede sein, und es folgt daraus jedenfalls so viel, dass dieselbe nicht unbedingt nothwendig ist für die Umbildung einer organischen Form, sowie dass es Faktoren gibt, welche ohne alle Beihülfe räumlicher Isolirung im Stande sind, eine neue Form zur herrschenden zu machen. Nach WAGNER's Isolirungstheorie dürfte der sexuelle *Dimorphismus* überhaupt gar nicht bestehen.

Ein erklärter Anhänger der Descendenzlehre, wie WAGNER, wird mir nicht einwerfen wollen, dass sich sein Separationsgesetz nur auf jene Unterschiede beziehe, welche Art von Art scheiden, da er sehr wohl weiss, dass die Art nichts Absolutes ist, und dass die Unterschiede zwischen verschiednen Arten ganz derselben Natur sind, wie diese eben besprochenen Unterschiede zwischen den Geschlechtern ein und derselben Art. Können sie bei dem einen Geschlecht allein ohne Isolirung sich entwickeln, so sieht man nicht ein, weshalb dies nicht auch bei beiden zugleich der Fall sein könnte.

WAGNER wird auch schwerlich behaupten wollen, dass der Process der geschlechtlichen Züchtung, welchem DARWIN die Ent-

stehung solcher Unterschiede zuschreibt, ein ungleich mächtigerer Faktor sei, als die gewöhnliche natürliche Züchtung, deren Thätigkeit er früher nur unter dem Schutze räumlicher Isolirung für möglich hielt, jetzt gänzlich in Abrede stellt.

Sollte Letzteres aber auch der Fall sein, so gibt es doch eine andre Reihe von Thatsachen, bei welchen geschlechtliche Züchtung nicht in Frage kommt und welche in Bezug auf die Separationstheorie dasselbe beweisen, was die Fälle von sexuellem *Dimorphismus.* Auch auf diese Fälle habe ich bereits früher hingewiesen.

Dimorphismus kommt nämlich auch ganz unabhängig von Geschlechtsverhältnissen vor.

Unter den Schmetterlingen findet sich eine grosse Anzahl von Arten, bei welchen die Raupen in zwei- oder mehrerlei Färbung und oft auch in verschiedner Zeichnung auftreten. Jedem Schmetterlingsammler ist es bekannt, dass die Raupen von *Chaerocampa elpenor* theils schwarz sind, theils braun, theils grün; alle drei Formen finden sich meist auf einem Fleck beisammen und stehen nicht in Beziehung zum Geschlecht. Aehnlich verhält es sich mit den Raupen des Oleanderschwärmers, *Chaerocampa nerii*, und dreierlei Raupenformen sind mir auch von *Sphinx Convolvuli* (schwarz, braun und grün)[1], zwei durch die Abbildungen Hübner's von *Smerinthus Tiliae* und *Macroglossa Stellatarum* bekannt.

Auch unter den Tagschmetterlingen finden sich doppelte Raupenformen, wenn dieselben auch meistens weniger auffallend von einander abweichen, wie in den eben angeführten Fällen. So hat schon Rösel zweierlei Raupen bei *Vanessa prorsa* beschrieben (einen *Dimorphismus*, welchen ich aus eigner Erfahrung bestätigen kann) und hat festgestellt, dass die Verschiedenheit derselben nicht mit dem Geschlecht in Zusammenhang steht.

Bei *Vanessa urticae* findet sich eine vorwiegend gelbe und eine vorwiegend schwarze Raupenform und *Vanessa Atalanta* besitzt viererlei Raupen: grüne, braunrothe, fleischfarbene und vollständig schwarze.

---

1) Alle drei Formen habe ich von ein und demselben kleinen Ackerfeld erhalten.

Bei mehreren Arten beobachtete ich auch zweierlei Arten von Puppen; so bei *Vanessa urticae*, deren eine Form braungrau gefärbt ist mit gar keinen, oder nur einem Goldfleckchen am ersten Abdominalspitzchen der Bauchseite, während die andere eine braungelbliche Grundfarbe aufweist mit starkem Goldglanz an der ganzen Bedeckung des Kopfes, des Thorax und der Gliedmassen. *Vanessa Io* besitzt eine grüne und eine graubraune Puppenform, *Vanessa prorsa*, *cardui* und *Atalanta* zeigen ebenfalls zweierlei Formen und bei den Tagfaltern mit frei aufgehängten Puppen wäre es leicht, die Beispiele zu vermehren, während ich keine Fälle von *Dimorphismus* der versteckten Puppen bei Nachtschmetterlingen kenne — beiläufig gesagt, ein deutlicher Fingerzeig, dass es sich hier nicht um bedeutungslose Zufälligkeiten handelt.

Dieser *Dimorphismus* von Insektenpuppen ist, soviel mir bekannt, noch von Niemandem hervorgehoben worden, verdiente aber sehr wohl eine nähere Beachtung. Er steht wie der der Raupen in keiner Beziehung zum Geschlecht, und ebensowenig hängt er etwa mit der verschiednen Färbung oder gar Zeichnung des Schmetterlings zusammen; dieser zeigt sogar bei *V. urticae* überhaupt eine sehr geringe Variabilität.

So sehen wir, dass auf jeder der drei Entwicklungsstadien der Schmetterlinge sich *Dimorphismus* entwickeln kann. Ohne behaupten zu wollen, dass dies stets und ausschliesslich durch den Process der natürlichen Züchtung geschehe, lässt es sich doch nach dem DARWIN'schen Princip im Allgemeinen verstehen, da eine Art sich auf diese oder jene Weise den gegebenen Lebensverhältnissen anpassen kann und es keineswegs blos je eine bestangepasste Form für jede Art geben muss; wie es aber mit der Separationstheorie zusammenzureimen ist, das zu zeigen darf ich füglich WAGNER selbst überlassen. Mir scheint für seine Ansichten hier ein unlösbarer Widerspruch vorzuliegen.

Gesetzt nämlich, es gelänge WAGNER auch nur wahrscheinlich zu machen, dass stets die eine der mehrfachen Formen z. B. dimopher Raupen in einer isolirten Colonie der betreffenden Art ent-

standen, sich dort fixirt und von dort aus dann rückwärts über das ursprüngliche Wohngebiet der Art verbreitet habe, so wäre damit allerdings erklärt, warum wir jetzt beiderlei Raupenformen beisammen finden, keineswegs aber, warum nicht auch die Farbe und Zeichnung der *Imago* (des Schmetterlings) sich in der Zeit der Isolirung geändert — kurz, warum die Art sich nicht in allen ihren Entwicklungsstadien in eine neue Art oder Varietät umgewandelt hat. Dass der Zeitraum der Isolirung »hinreichend lang« für Entstehung einer Abänderung war, bewiese die Entstehung der neuen Raupenform und bei »hinreichend langer Dauer« der Isolirung muss nach WAGNER eine Abänderung der Art eintreten!

Nach dem DARWIN'schen Nützlichkeitsprincip begreift es sich sehr leicht, dass ein Entwicklungsstadium allein abändert und in zwei oder mehr Formen auftritt. Die der Nachstellung durch Feinde weit mehr als der Schmetterling ausgesetzte Raupe sucht sich in dieser oder jener Weise vor ihren Feinden zu schützen, sie passt sich der braunen Farbe der Stengel und unteren vertrockneten Blätter an, unter denen sie sich in der Ruhe verbirgt, oder der grünen Farbe der frischen Blätter, von denen sie sich nährt, die Farbe und Zeichnung des Falters aber wird durch ganz andre Momente bestimmt, ist deshalb vollständig unabhängig von der Farbe und Zeichnung der Raupe und kann wiederum selbst *dimorph* oder *monomorph* sein.

Ich bin weit entfernt zu behaupten, dass jeder oder dass vorläufig auch nur ein einziger specieller Fall mit Hülfe der DARWIN'schen natürlichen Züchtung sich vollständig durchschauen und in allen Einzelheiten begreifen liesse — dazu gehörte eine Summe von Kenntnissen, die wir noch lange nicht besitzen — allein im Allgemeinen gibt uns DARWIN allerdings den Schlüssel zum Verständniss solcher Thatsachen, während uns das WAGNER'sche Princip hier vollständig im Stiche lässt.

Ich glaube nun gezeigt zu haben, sowohl dass die Entstehung neuer Lebensformen ohne Wanderung, Isolirung und Coloniebildung vorkommt, als auch dass sie sehr häufig vorkommt.

Damit ist das sog. »Migrationsgesetz« widerlegt und ich könnte meine Polemik gegen Wagner schliessen, wenn derselbe nicht in seiner zweiten Schrift ausser den oben erwähnten, noch einige andere »Belege für die Richtigkeit« seiner Theorie beizubringen versuchte, auf die näher einzugehen nicht uninteressant scheint.

»Einer der besten«[1]) soll die Verbreitung des Distelfalters, *Vanessa cardui* sein, nebst seinen vier vikarirenden Arten Amerika's. Ich selbst hatte in meiner oben citirten Schrift *Vanessa cardui* als Beispiel dafür angeführt, wie einzelne Arten eine enorme Verbreitung besitzen, sich über alle Welttheile erstrecken und viele isolirte Stationen bewohnen können, trotzdem aber konstant bleiben. Es schien mir daraus hervorzugehen, dass Isolirung nicht nothwendig zur Varietätenbildung führen muss.«

Da Wagner dies auch nicht behauptet hatte[2]), so war dieser Passus also keine Polemik gegen seine Ansichten, sondern eine neutrale Untersuchung über die Wirkungen der Isolirung.

Offenbar wäre es ein äusserst gewichtiger Beweis für die Wirkung der Isolirung, wenn es sich zeigte, dass Isolirung und Varietätbildung stets zusammenfielen, dass mit jeder Isolirung auch Varietätbildung verbunden wäre. Dies ist nun nicht der Fall, wie mein Beispiel der kosmopolitischen Schmetterlinge beweist. Wenn Wagner meint, ich habe »zu meinem Zweck« kein unglücklicheres Beispiel wählen können, so begreift sich das nur aus dem gänzlichen Missverstehen dieses »Zweckes«. Ich wollte nicht, wie Wagner annimmt, »einen schlagenden Beweis gegen das Migra-

1) A. a. O. S. 17.

2) Auch hierüber hat W. seine Ansicht geändert; er stellt in der neueren Schrift jetzt die Behauptung auf, dass Isolirung nothwendig zur Varietätenbildung führen muss, fügt aber freilich die Sicherheits-Clausel hinzu, falls die Gründung einer solchen Colonie »für eine längere Zeitdauer« gelingt. Da er anderseits auch behauptet: »der Gestaltungsprocess einer neuen Form kann nicht von langer Dauer sein« (S. 11), so wäre es interessant zu wissen, wie lange der Zwischenraum zwischen der kürzesten erforderlichen »längeren« Zeit des ersten und der längsten »kürzeren« Dauer des zweiten Ausspruchs sein darf.

tionsgesetz« beibringen, sondern klar und deutlich heisst es bei mir: »Umgekehrt lässt sich auch nachweisen, dass Wanderung, auch wenn sie eine vollständige Isolirung der Colonie mit sich bringt, nicht ausreicht, um eine Art zum Abändern zu zwingen. Die kosmopolitischen Schmetterlinge beweisen das vielleicht am schlagendsten«, und nun folgt das Beispiel der *Vanessa cardui!* Wenn ich dabei die vikarirenden Arten von *V. cardui* unerwähnt liess, so geschah es nicht, wie WAGNER anzunehmen sich veranlasst sieht, aus Unkenntniss derselben, sondern deshalb, weil sie nicht zur Sache gehören. Die Existenz dieser Vikarformen schien mir bei meiner Betrachtung ganz ausser Acht bleiben zu müssen, weil sie, selbst wenn sich beweisen liesse, dass Isolirung bei ihrer Entstehung im Spiel gewesen wäre, doch nicht im Geringsten die übrigen, zweifellosen Isolirungen der *V. cardui* in Frage stellen würden, bei denen keine Varietätenbildung stattgefunden hat. Oder zweifelt Jemand, dass *V. cardui* auf dem Festland von Australien gegenüber seiner europäischen oder amerikanischen Colonie so gut wie vollständig isolirt ist? Und dieser Falter kommt ausser auf allen fünf Continenten noch auf vielen Inseln vor[1]; so auf den Antillen, auf Neuseeland, auf den Sandwich-Inseln und ist an allen diesen Orten vollständig unverändert geblieben[2]. Ist das kein Beweis dafür, »dass Isolirung nicht ausreicht, um eine Art zum Abändern zu zwingen«?

WAGNER bestreitet freilich die Isolirung der das Festland von Amerika bewohnenden *Cardui*-Colonie gegenüber dem asiatisch-europäischen Festland; er weist auf die »ungemeine Flugkraft dieses Wanderfalters« hin, der sehr wohl im Stande sei, Meere von mässi-

---

1) Siehe: SPEYER, Geographische Verbreitung der Schmetterlinge. S. 182 und 183.

2) Ich habe Exemplare aus dem Hochlande von Mexico mit solchen aus Deutschland und Italien verglichen, bin aber ausser Stand gewesen, auch nur den kleinsten, konstanten Unterschied aufzufinden.

ger Breite zu überfliegen etc. Vollkommen richtig, wie schon der Umstand beweist, dass sich dieser Falter auf den abgelegensten Inseln vorfindet und dass er sich beinah über die ganze Erde verbreitet hat! Aber wenn nun WAGNER daraus schliesst, dass »zwischen dem östlichen Sibirien und Nordamerika ein häufiger Uebergang vieler Emigranten dieser Art« stattfände, und dass »wegen dieser häufigen Kreuzung zahlreicher Individuen der alten Stammform« sich »in den Polargegenden der drei Welttheile die alte Stammform unverändert erhalten« habe, so scheint mir dieser Schluss nicht richtig; er beruht auf einer Verwechselung der absoluten und der relativen Isolirung. Nur Erstere vermag die Ausbreitung einer Art zu hindern, die relative vermag dies nicht, vermag aber sehr wohl einen jeden Kreuzungseinfluss über die trennende Schranke hinweg unmöglich zu machen.

Wenn von den Millionen von Distelfaltern, welche Asien bewohnen, auch nur ein einziges befruchtetes Weibchen nach Amerika verschlagen würde, so möchte dies unter günstigen Umständen genügen, dort eine Distelfalter-Colonie zu gründen und im Laufe der Jahrhunderte diesen Falter über ganz Amerika zu verbreiten. Wenn aber dies einmal geschehen ist, wenn auch in Amerika Millionen von Distelfaltern umherfliegen, dann werden auch Hunderte von asiatischen Individuen nicht im Stande sein, die amerikanische Colonie von der Varietätenbildung abzuhalten, falls dieselbe sonst Neigung dazu hätte! Diese unendlich geringe Kreuzung einzelner Asiaten mit einer ungeheuern Ueberzahl von Amerikanern wird so wenig irgend welche dauernde Wirkung ausüben, als nach WAGNER »einzelne auserlesene Stiere oder Hengste im Stande sind, das halbwilde Steppenvieh Südamerika's zu veredeln«.

Wenn nun schon auf dem Continent Amerika's die Distelfalter-Colonie als isolirt (in Bezug auf Kreuzung) gelten muss, wie viel mehr noch die der Antillen oder Neuseelands oder der Sandwich-Inseln! Genügt doch schon ein viel schmalerer Meeresarm, um auf der Insel Corsica eine vikarirende Art von *Vanessa urticae*, die *Vanessa ichnusa*, zu isoliren! Und wie manches Mal mag es

vorkommen, dass von dem ebenfalls sehr gut und schnell fliegenden »kleinen Fuchs« (*V. urticae*) einzelne Individuen vom italienischen Festland nach der Insel hinübergetrieben werden!

So wird denn nicht nur der von WAGNER angerufene »wahrheitsliebende Forscher«, sondern überhaupt Jeder, der klare Gedanken klar aufzufassen vermag, zugeben müssen, dass mein nach WAGNER so »unglücklich gewähltes« Beispiel der *Vanessa cardui* bewies, was es beweisen sollte, dass nämlich Isolirung nicht nothwendig Abänderung hervorruft. WAGNER hat indessen nicht nur die Beweiskräftigkeit desselben für meine Ansicht angezweifelt, sondern sogar versucht, dasselbe in einen Beweis für die Richtigkeit der »Migrationstheorie« umzuprägen! Er weist auf die Existenz jener interessanten vikarirenden Arten von *V. cardui* hin, von welchen drei verschiedne Formen aus Amerika bekannt waren und denen WAGNER noch eine vierte hinzufügt.

Alle vier ähneln der Stammart, *cardui*, ganz ungemein, sowohl in Färbung als in Zeichnung, unterscheiden sich aber durch geringe, wenn auch ganz konstante Verschiedenheiten in der Grösse der Augenflecken und sonstigen Eigenheiten der Zeichnung, wie auch in leichten Schattirungen der Färbung. Diese vikarirende Arten bewohnen verschiedne Theile von Nord- und Südamerika. WAGNER versichert uns, dass sie aus verirrten Emigranten der *V. cardui* in Folge von Coloniebildung an (relativ) isolirten Lokalitäten sich gebildet hätten. Wir erwarten natürlich einen Beweis für die Isolirtheit ihres Wohngebietes zu hören. Bildete dieses eine Insel im Meer oder ein von höchsten Gebirgen umschlossenes Thal, so würde seine Isolirtheit von selbst einleuchten und man würde geneigt sein, WAGNER zuzustimmen, wenn er in dieser klar vorliegenden Isolirung die Ursache oder doch die Mitursache der Umbildung der Art vermuthete.

Dies ist nun aber nicht der Fall, die erste vikarirende Form *V. Hunteri* beginnt nach WAGNER's eignen Angaben im südlichen Canada und reicht bis in den Süden der Vereinigten Staaten, die zweite bewohnt eben den Süden der Vereinigten Staaten (Texas),

die dritte die Cordilleren von Centralamerika und die vierte (*V. aequatorialis Wagner*) fand Wagner im Hochland der Anden von Quito.

Keines von diesen vier Wohngebieten bildet ein von schwer zu überfliegenden Grenzen umzogenes, also isolirtes Gebiet. Wagner sucht ihre Isolirtheit wahrscheinlich zu machen durch die Annahme, dass die Stammform des Distelfalters gegen die Tropen hin immer seltener werde, da sie »zwar das tropische Klima erträgt, aber dort nicht mehr gut zu gedeihen scheint«. Ueber die Richtigkeit dieser Annahme will ich nicht streiten, obgleich Speyer in seinem bekannten und vortrefflichen Buch »Ueber die geographische Verbreitung der Schmetterlinge« ausdrücklich betont, dass der Distelfalter »in den heissen Ländern keineswegs auf die höheren Regionen beschränkt ist, sondern unter dem Aequator so gut die Ebene bewohnt, als in Lappland«, also doch wohl das Klima leidlich verträgt, allein heutzutage wenigstens kommt auf dem Gebiete aller vier vikarirender Arten *V. cardui*, also nach Wagner's Annahme die Stammart, ebenfalls vor; dieselben sind demnach faktisch nicht isolirt. Wagner erzählt uns freilich, dass er an den Gehängen des Chimborazo und Pinchincha »ziemlich häufig« die vierte vikarirende Art (*V. aequatorialis*) beobachtet habe, die Stammart (*V. cardui*) dagegen nur ein einziges Mal während eines achtmonatlichen Aufenthalts gefangen habe; allein einmal ist dies durchaus kein Beweis für die Seltenheit der Stammform in jenen Gegenden, da man auch in Deutschland sehr wohl acht Monate sich aufhalten kann, ohne eine Ahnung davon zu bekommen, dass der Distelfalter ein sehr häufiger Schmetterling ist — er tritt nämlich in der ersten Generation äusserst spärlich, dagegen in der dritten, im September fliegenden Generation oft in kolossaler Menge auf — andrerseits geht grade aus dem einen Exemplar, welches Wagner fing, hervor, dass die Stammform auch dort vorkommt und das ist ja nach seiner eignen Theorie vollständig ausreichend, um die Bildung einer neuen Art durch Kreuzung zu verhindern.

Wagner meint eine relative Isolirtheit des Wohngebietes der vier vikarirenden Formen aus der grösseren Seltenheit der Stammform gegen den Aequator hin ableiten zu können, während er kurz vorher die Uebereinstimmung der Stammform auf dem amerikanischen und asiatischen Continent durch die stete Kreuzung zu erklären sucht, welche durch das »häufige Herüberfliegen zahlreicher Individuen« über die Behringstrasse stattfinden muss! Man sollte fast glauben, der Distelfalter sei auf dem Meer besser zu Hause, als auf dem Lande! Ich wenigstens wüsste nicht, warum nicht noch weit zahlreichere Individuen vom nördlichen Canada, wo der Falter häufig ist, nach dem südlichen fliegen sollten, wo bereits die erste vikarirende Art wohnt.

Wagner müsste denn das südliche Canada schon zu den Tropen rechnen, wo nach seiner Hypothese die Stammform nicht mehr gut gedeiht. Ihm, dem Vielgewanderten muss es doch bekannt sein, wie überaus häufig der Distelfalter in viel heisseren Gegenden ist z. B. an den europäischen und afrikanischen Küsten des Mittelmeeres!

So sehen wir der Annahme, dass die vikarirenden Arten von *Vanessa cardui* durch Isolirung von Emigranten der *V. cardui* sich gebildet hätten, vorläufig ohne jedes Fundament in der Luft schweben; nicht einmal der Beweis, dass eine relative Isolirung ihres Wohngebietes stattfindet, kann geliefert werden, geschweige, dass der weitere Beweis versucht werde, dass die Isolirung auch wirklich die Ursache der Varietätenbildung sei!

Die Wagner'sche Logik ist diese: weil Wagner überzeugt ist, dass neue Arten nur durch Isolirung gebildet werden, darum ist auch in diesem Fall das Wohngebiet ein isolirtes und weil es isolirt ist, darum haben sich auch hier neue Arten gebildet! Die Isolirtheit wird vorausgesetzt, um damit die andre Voraussetzung, dass Arten nur durch Isolirung entstehen, zu beweisen. Ein ächter *Circulus vitiosus!*

Ich werde im zweiten Theil dieser Schrift auf den Distelfalter und seine Verwandten in Amerika noch einmal zurückkommen und

es wird sich dann zeigen, ob nicht doch Gründe für die Annahme vorliegen, dass Isolirung einen Antheil an ihrer Entstehung hat und zu dem Schluss führen, dass eine solche, wenn sie auch jetzt nicht vorhanden ist, doch früher einmal vorhanden war.

Wagner aber muss ich das Recht bestreiten, aus dem Nichtvorhandensein einer Isolirung auf Entstehung durch Isolirung zu schliessen. Ich darf übrigens nicht unerwähnt lassen, dass am Schlusse seiner Abhandlung über den Distelfalter der Werth der vorgebrachten Thatsachen Wagner selbst in etwas verändertem Lichte erscheint: »einer der besten Belege für die Richtigkeit der Migrationstheorie« sinkt nun herab zu einem blos »indirekten Beweis für deren Richtigkeit«.

Da Wagner alle Abänderungen von Isolirung herleitet, nicht etwa blos bestimmte Qualitäten, so gibt es für ihn im speciellen Fall keinen andern Weg, diese Entstehung wahrscheinlich zu machen, als eben durch den Nachweis, dass die abgeänderte Art thatsächlich isolirt lebt oder einst gelebt hat. Dass es möglicherweise doch auch noch andre Momente geben könne, welche eine Art zur Abänderung zu zwingen vermöchten, lässt Wagner ganz ausser Acht; für ihn ist die Entstehung durch Isolirung bewiesen, wenn die Isolirung bewiesen ist.

Obgleich nun also das ganze Gewicht der Beweisführung auf dem Nachweis beruht, dass in dem speciellen Falle thatsächlich eine Isolirung stattgefunden hat, so wird doch dieser Nachweis nicht blos bei *Vanessa cardui*, sondern durchweg in sehr ungenügender Weise geführt, ja in der grossen Mehrzahl der Fälle überhaupt gar nicht versucht.

Wenn z. B. Wagner (S. 16) auf den »merkwürdigen Umstand« aufmerksam macht, »dass die Raupen von ganz nahe verwandten Schmetterlingsarten auf ganz verschiednen Futterpflanzen leben«, ein Verhalten, welches nach seiner Ansicht »ein getrenntes Vorkommen derselben begünstigt, also auch eine örtliche Züchtung durch Separation«, so erwartet man vergeblich

eine Begründung dieser Ansicht. Statt dessen wird als »schlagendes Beispiel dafür« *Deilephila Euphorbiae* und *Galii* angeführt.

Nun finden sich aber die Nahrungspflanzen dieser beiden Falter sehr häufig auf ein und demselben Boden, und nicht die eine, *Euphorbia Cyparissias*, »auf öden Haiden und unfruchtbarem Boden«, die andre, *Galium Verum* und *Mollugo* »nur auf fetten Wiesen«. Hier bei Freiburg z. B. wachsen beide in grosser Menge auf Stunden weit an den Ufern des Flusses entlang dicht neben einander! Gesetzt aber auch, sie hätten meist getrennte Standorte, so würde dies doch höchstens eine Trennung der beiderlei Raupen, aber doch wahrlich nicht ihrer Falter bewirken! Wagner müsste nachweisen, dass die Nährpflanzen der Falter, d. h. die Blüthen von deren Zuckersaft sie sich nähren, bei beiden Arten verschiedne seien und getrennt wüchsen. Aber selbst wenn dies nachweisbar wäre, wer möchte wohl behaupten, dass dies genüge um Falter von so enorm raschen Flug, wie diese *Sphingiden* ihn besitzen, vor der Kreuzung zu bewahren. Uebrigens spricht auch die Erfahrung dafür, dass *D. Galii* und *Euphorbiae* an denselben oder doch wenigstens an nahe bei einander wachsenden Pflanzen saugen, da ich sie Beide und noch die nahe verwandte *Deilephila lineata* an ein und derselben Stelle gefangen habe.

Wenn Wagner den Nachweis versuchen wollte, dass Verschiedenheit der Futterpflanze bei Faltern zu räumlicher Isolirung führen könne, so musste er sich an schlecht fliegende Falter halten, vornemlich an solche, deren Weibchen aus Mangel oder Schwäche der Flügel wenig oder gar nicht fliegen[1], in der Nähe der Futterpflanze, von welcher sie sich als Raupe nährten, sitzen bleiben und dadurch auch die Männer von weitem Umherschweifen abhalten. Die erwähnten *Sphingiden*-Weibchen fliegen aber eben so vortrefflich, wie ihre Männchen.

Ich bin indessen der Ansicht, dass die Futterpflanzen nichts Erhebliches beitragen zur Isolirung von Schmetterlingscolonien. Da

---

1) Bei solchen Arten ist dann freilich die Wahrscheinlichkeit sehr gering, dass die Eier an eine andre, als die gewohnte Futterpflanze gelegt werden.

bei allen Schmetterlingen wenigstens doch die Männchen fliegen können, so sehe ich nicht ein, wieso Isolirung daraus entstehen könnte, dass ein verflogenes Weibchen einmal seine Eier an eine andre Pflanze legt, als an die gewohnte. Eine Isolirung würde nur eintreten, wenn diese Pflanze vom Verbreitungsgebiet weit entfernt wüchse und dann wäre die Isolirung durch die weite Entfernung und nicht durch die neue Nährpflanze hervorgebracht. Wenn übrigens vom Einfluss der Futterpflanze auf die von ihr lebenden Insekten gesprochen werden soll, so möchte wohl viel eher an einen direkten, wenn auch geringen Einfluss auf ihre Färbung gedacht werden können. Unsre Kenntnisse sind aber grade hier ganz ungemein ungenügend und lückenhaft, und es möchte kaum möglich sein, von irgend einem weit verbreiteten Falter die Pflanzen anzugeben, an denen seine Raupe in den verschiednen Ländern seiner Verbreitung wohnt, und ebenso sind die Angaben von nur einer einzigen Nährpflanze für gewisse Schmetterlinge nichts weniger als zuverlässig.

Ich halte einen Streit über die WAGNER'sche Behauptung von einer isolirenden Wirkung der Futterpflanzen schon wegen der ganz ungenügenden Basis der Thatsachen für unfruchtbar und will hier nur noch kurz bemerken, dass das von ihm gewählte Beispiel der Gattung *Plusia* durchaus nicht beweisend ist, da grade die nächstverwandten Arten dieser Gattung die gleiche Futterpflanze bewohnen, so findet sich *Plusia moneta* und *illustris* an *Aconitum lycoctonum*, *Plusia concha*, *deaurata*, *cheiranthi* an *Thalictrum aquilegifolium*, *Plusia consona* und *modesta* an *Pulmonaria* [1]. Es scheint mir überhaupt etwas kühn, lediglich aus der »merkwürdigen Verschiedenheit der Ernährungspflanzen ihrer Raupen« den Schluss zu ziehen, dass die einheimischen Arten der Goldeule (*Plusia*) »einzig durch das Mittel der Isolirung in sporadisch getrennten Wohnbezirken« (A. a. O. S. 17) sich von einander (oder vielmehr von

---

1) Siehe: O. WILDE, Die Pflanzen und Raupen Deutschlands. Versuch einer lepidopterologischen Botanik. Berlin 1860.

der Stammart) gespalten haben! Jedenfalls kann hier nicht von einem Beweis die Rede sein, sondern nur von einer Behauptung.

WAGNER beklagt sich, von mir »in seltsamer Weise« missverstanden zu werden, wenn ich annähme, das Migrationsgesetz verstehe unter Isolirung stets die Trennung durch eine natürliche Schranke, wie Hochgebirge, Meere oder Wüsten, während er doch darunter »jede topographische Ursache« verstehe, »welche die periodische Bildung einer getrennten Colonie begünstigt«. Allerdings glaubte ich, dass eine Doctrin, welcher die Isolirung als alleinige Grundlage dient, in ihren Beweisen vor Allem diese Grundlage sicher stellen müsse und daher entweder im Allgemeinen den Begriff der Isolirung scharf präcisiren müsse, oder — falls sie dazu wie im vorliegenden Falle nicht im Stande war — solche Beispiele als Belege auswähle, in welchen die Isolirung in einem möglichst hohen Grade ausgebildet, und daher unzweifelhaft vorhanden ist. Sind erst einmal die Wirkungen der ganzen und vollen Isolirung festgestellt, so ergeben sich die der halben und viertels Isolirung von selbst.

WAGNER nimmt es aber nicht nur mit dem Nachweis der Isolirung sehr leicht, sondern hält nicht einmal den Begriff derselben, wie er aus seinen eignen Theoremen hervorgeht, in klarer Weise fest. Was soll man dazu sagen, wenn als »direkter Beweis« für die Migrationstheorie, gewissermassen als letzter und höchster Trumpf gegen mich die merkwürdige Umwandlung des mexikanischen Axolotl (*Siredon pisciformis*) vorgebracht wird. Von dieser interessanten Molch-Art wurde »1864 ein lebendes, trächtiges Weibchen von Mexiko direkt nach dem Pariser Pflanzengarten gebracht, dessen Abkömmlinge sich in Folge dieser räumlichen Trennung und Isolirung sehr schnell in eine andre Molchform verwandelten«.

In der That haben die im Pariser Pflanzengarten gebornen Kiemenmolche zum Theil eine Umwandlung erlitten; sie bekamen gelblich-weisse Flecke auf der Haut, verloren den Rückenkamm und — was das Interessanteste ist — auch die äussern Kiemen und mit ihnen die entsprechenden Kiemenbogen, sie machten also eine

Umwandlung durch, welche vollständig der Metamorphose der Salamanderlarve in das geschlechtsreife Thier entspricht.

Eine derartige Abänderung des Axolotl ist in Mexico selbst niemals beobachtet worden; wenn sie wirklich dort niemals vorkommt, so dürfen wir wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die plötzliche Versetzung in so gänzlich verschiedne äussere Lebensbedingungen den Anstoss zu der Abänderung gegeben habe. Warum sollte nicht eine solche plötzliche Veränderung aller Lebensverhältnisse eine direkte Einwirkung auf den Organismus des Axolotl gehabt haben, so dass er plötzlich eine höhere Entwicklungsstufe erreichte, die viele seiner Verwandten längst erreicht haben, die offenbar in der Natur seines Organismus liegt und die er selbst vielleicht auch in seinem Vaterland erreicht haben würde, wenn auch später? Oder wäre es undenkbar, dass bei der plötzlichen Versetzung aus 8000′ über dem Meere (mexicanisches Hochland) in die Höhe von Paris grade die Respirationsorgane einen Anstoss zu der nahe liegenden Abänderung erhalten hätten? Somit haben wir es aller Wahrscheinlichkeit nach mit einer direkten Einwirkung veränderter Lebensbedingungen zu thun.

Ist das aber gleichbedeutend mit Isolirung? Nach WAGNER wirkt die Isolirung nur durch Kreuzungsverhinderung, wo ist aber in diesem Falle eine solche, wo Sprösslinge eines in Mexico befruchteten Weibchens sich direkt in die neue Form umwandelten? Wo ist überhaupt hier eine kreuzungsverhindernde Isolirung, da doch keineswegs alle, sondern blos ein Theil der ersten Generation abänderte, die Uebrigen aber unverändert blieben[1])? Oder wäre es unlogisch, die abändernde Ursache für einen Theil der folgenden Generationen in denselben veränderten Lebensbedingungen zu sehen, welche einen Theil der ersten Generation zum Abändern veranlasste?

WAGNER deutet an, dass die »zahlreiche Kreuzung« die Art in ihrem Vaterland vor Abänderung bewahre. Diese Behauptung

1) Siehe: Compt. rend. T. 60, p. 765; T. 61, p. 775: T. 65, p. 242.

hätte aber nur dann einigen Halt, wenn wir wüssten, dass auch in Mexico zuweilen einzelne Individuen in der Weise abänderten, wie sie es in Paris gethan haben und wenn auf der andern Seite festgestellt wäre, dass die gesammte Pariser Colonie sich in eine neue Race oder Art umgewandelt hätte. Ersteres ist nie beobachtet worden, Letzteres war bis zu der Zeit, in welcher WAGNER diesen »Beweis« aufstellte, noch nicht erfolgt. Im Jahr 1867 hatten 16 Individuen die Abänderung erlitten, die andern (die Zahl ist nicht angegeben) waren unverändert geblieben.

Durch neuere Mittheilungen von DUMÉRIL[1]) klärt sich die Sache noch mehr; wir erfahren, dass bis zum April 1870 nur 29 Individuen von einer sehr grossen Anzahl die »Amblystomen«-Form angenommen hatte und dass alle diese abgeänderten Individuen sich bis dahin noch in keinem einzigen Fall weder gepaart noch fortgepflanzt haben! Die Untersuchung ergab dass sowohl Eier als *Spermatozoiden* bis jetzt nicht zur völligen Entwicklung in ihnen gelangt sind, und da normale Axolotl schon nach Ablauf des ersten Jahres fortpflanzungsfähig sind, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Amblystoma-Form steril ist und bleiben wird.

Sonach kann von der Fixirung einer Pariser Race oder Art keine Rede sein und der obige Schluss erscheint vollkommen gerechtfertigt, dass nämlich ein und dieselbe Ursache mehrere Individuen verschiedner Generationen zur Abänderung veranlasst hat, dass aber von einer Uebertragung dieser Abänderung durch die Fortpflanzung von einer Generation auf die andere keine Rede sein kann. Damit hört denn jede Möglichkeit auf, den Fall in WAGNER'schem Sinne auszulegen.

Dass es den WAGNER'schen »Beweisen« an Schärfe und Stichhaltigkeit gebricht, glaube ich hinreichend gezeigt zu haben. Leider geht derselbe aber auch keineswegs vorsichtig zu Werke bei der Auswahl der Thatsachen, auf welche er seine weittragenden

1) Compt. rend. Tom. 70, 1870, p. 782.

Schlüsse gründet. So soll nach WAGNER (Schrift II. S. 19) *Papilio Alexanor* »auf einen sehr kleinen Verbreitungsbezirk in Südfrankreich[1]) beschränkt sein, während der ihm so ähnliche *Papilio Podalirius*, aus dem sich jener höchst wahrscheinlich durch lokale Züchtung entwickelt hat, ein sehr weites Verbreitungsgebiet durch ganz Europa von den Pyrenäen bis zum Kaukasus hat«. Letzteres ist richtig, der Segelfalter ist weithin in Europa verbreitet, allein *Pap. Alexanor* kommt nicht blos in einem kleinen Bezirk Südfrankreichs vor, den WAGNER für isolirt hält, obgleich nichts dazu berechtigt, sondern er findet sich auch in Griechenland[2]). Damit fällt denn die ganze Theorie von seiner Züchtung durch lokale Isolirung zusammen und, wenn es überhaupt gestattet ist, eine Hypothese über die Abstammung dieser Art zu äussern, so spricht das sporadische Vorkommen von *Pap. Alexanor* auf zwei kleinen Flecken viel mehr dafür, dass wir hier eine im Erlöschen begriffene Art vor uns haben, denn als eine neu gebildete. Dies stimmt auch mit den Charakteren des Schmetterlings, die so ziemlich die Mitte halten zwischen denen des Segelfalters und des Schwalbenschwanzes (*Pap. Machaon*), der beiden heute am häufigsten und am weitesten verbreiteten Papilioniden Europa's. Es liegt daher weit mehr Grund vor, sich *P. Alexanor* als näheren oder ferneren Stammvater von *P. Podalirius* und *P. Machaon* zu denken, als umgekehrt, ihn von einem dieser Beiden abzuleiten.

Ganz ebensowenig stichhaltig ist das früher von WAGNER angezogene Beispiel der *Euprepia flavia*, eines dem deutschen Bär (*Euprepia caja*) ähnlichen Spinners, der nach WAGNER[3]) nur in einem

---

1) WAGNER gibt weder hier noch anderswo die Quellen an, aus welchen er seine Daten über geographische Verbreitung einer Art entnommen hat. Grade in diesem Kapitel aber, in welchem unsre Kenntnisse noch sehr lückenhaft und unsicher sind, dürfte von einer wissenschaftlichen Arbeit wohl genaue Quellenangabe verlangt werden.

2) Siehe: »Katalog der Lepidopteren des Europäischen Faunengebiets. I. Macrolepidoptera v. STAUDINGER. Dresden 1871, und HERRICH-SCHÄFFER, Systematische Bearbeitung der Schmetterlinge von Europa. Bd I. 140.

3) Schrift I. S. 33 und 36.

Hochthal der Alpen (dem Oberengadin) vorkommt, und somit aus der dort isolirten Colonie eines verwandten Schmetterlings sich gebildet hat. Leider findet sich derselbe auch am Ural[1]) und am Altai in Sibirien[2]), gehört also wahrscheinlich zu den Arten, welche zur Eiszeit die Ebene bewohnten und durch Veränderung des Klima's, in unsern Breiten wenigstens, in die Gebirge getrieben wurden[3]).

Ich glaube einerseits die Kraftlosigkeit der Argumente nachgewiesen zu haben, welche WAGNER für seine Ansicht vorbringt, andrerseits aber gezeigt zu haben, dass der Gedanke, welcher die Grundlage seiner »Separationstheorie« bildet, ein irriger ist, der Gedanke, dass eine Umbildung der organischen Species ohne Isolirung nicht möglich sei. Ich bin somit am Schlusse meiner Polemik gegen WAGNER angelangt.

Nur über die Form, in welcher Derselbe seine zweite Schrift gehalten hat, seien noch einige Worte gestattet.

WAGNER hat meine früheren rein sachlich gehaltenen Einwürfe gegen seine Ansichten in gereizter, ja stellenweise geradezu beleidigender Weise beantwortet.

Ich begreife vollkommen, dass es unangenehm ist, in der Entdeckungsfreude eines neuen Naturgesetzes, wenn auch auf zarte Weise, gestört zu werden. Allein WAGNER eifert ja selbst gegen die schädliche »Herrschaft der Autorität« und sollte deshalb billigerweise auch eine Kritik seiner »Isolirungstheorie« gestatten.

Statt dessen leitet Herr WAGNER meine bescheidnen Einwände aus »Uebertreibung der Pietät für einen grossen bahnbrechenden Forscher« oder auch — er lässt mir die Wahl — aus »übertriebner

---

1) SPEYER, a. a. O. S. 387.

2) STAUDINGER, Katalog etc. S. 57.

3) Wenn WAGNER in einer Anmerkung bemerkt, dass *Eupr. flavia* ausser im Engadin nirgends »in Europa« vorkomme, so möchte man fast schliessen, dass er die asiatischen Wohnplätze dieser Art kenne. Um so schwerer lässt sich dann begreifen, warum die Art grade im Engadin entstanden sein soll.

Rechthaberei und Widerspruchslust aus Eigenliebe oder Missgunst« her.

In der That eine beneidenswerthe Kraft der eignen Ueberzeugung, die es sich nicht vorzustellen vermag, der Gegner könne auch aus Ueberzeugung andrer Meinung sein!

Ich verzichte gern auf die weitere Anführung von Stellen, in denen WAGNER meine Person anstatt meine Ansichten zu treffen sucht. Es ist bis jetzt nicht Sitte gewesen, wissenschaftliche Einwürfe als persönliche Beleidigungen aufzufassen und demgemäss zu beantworten; auch WAGNER scheint bis vor Kurzem diese Ansicht getheilt zu haben, denn am Schlusse der Vorrede zu seiner ersten Schrift spricht er folgende goldenen Worte, die ich nicht umhin kann, ihm hier ins Gedächtniss zurückzurufen. Er sagt daselbst: »Vielleicht wird es auch an manchen Bedenken und Einwürfen« (gegen die Migrationslehre) »nicht fehlen. Der Wissenschaft schaden dieselben nie, denn sie regen stets zu neuer Prüfung und oft zu fruchtbarer Controverse an. Auch dem Forscher[1], den nicht die Befriedigung der Eigenliebe, sondern das ehrliche Streben nach einer möglichst richtigen Erkenntniss von den Ursachen der Dinge leitet, dürfen gegründete Bedenken gegen seine Ansicht niemals unwillkommen sein.«

So finden wir WAGNER überall in Widersprüche verwickelt, auf wissenschaftlichem Gebiete, wie auf diesem mehr ästhetischen.

---

1) Soll doch wohl heissen: »Gerade einem solchen Forscher«, dem übrigens wohl allein der Name des Forschers zukommt!

II.

Untersuchungen über die Wirkungen der Isolirung.

Wenn eine Art, wie wir mit DARWIN anzunehmen gezwungen sind, stets nur an einem Orte entstehen kann, so wird sie bei dem steten Wachsen der Individuenzahl streben, sich von diesem Punkt aus nach allen Richtungen auszubreiten und sie wird sich überall da festsetzen, wo sie die erforderlichen Lebensbedingungen findet. Sie wird nicht selten dabei nach scheinbar für sie unerreichbaren Gebieten gelangen, indem einzelne befruchtete Weibchen, oder ein oder mehrere Paare, oder auch blosse Keime durch irgend welche zufällige Transportmittel über schwer passirbare Schranken hinweggeführt werden. Von der grösseren oder geringeren Breite und Schwerdurchdringlichkeit dieser Schranke wird es abhängen, ob mehr oder weniger Individuen nach der isolirten Station gelangen, ob dies ein Mal im Jahrtausend oder alljährlich mehrfach geschieht und je nachdem wird die sich dort bildende Colonie mehr oder weniger vollständig von den Artgenossen des Stammgebietes isolirt sein. Eine absolute Isolirung gibt es selten, ja wenn man die Thätigkeit des Menschen mit in Betracht zieht, niemals. Dieselbe ist meist nur relativ und zwar sind alle denkbaren Zwischenstufen von der möglichst vollständigsten bis zu der allerunvollständigsten in der Natur thatsächlich vorhanden.

Es leuchtet aber ein, dass eine Untersuchung über die Wirkungen dieser Isolirung auf die ihr unterworfenen Organismen sich

an solche Fälle zu halten hat, in denen die Isolirung zweifellos und in möglichst absolutem Sinne vorliegt; andernfalls würde sie Gefahr laufen, Wirkungen auf Rechnung der Isolirung zu schreiben, die Nichts mit ihr zu thun haben.

Ohne mich deshalb hier schon nach einer schärferen Umgrenzung des Begriffs der Isolirung umzusehen, werde ich für die Untersuchung nur solche zweifellose Fälle auswählen. Erst dann, wenn es gelungen sein sollte, die Wirkungen der Isolirung mit ihrer Hülfe festzustellen, wird es erlaubt sein, mit Vorsicht rückwärts zu schliessen und gewisse Wirkungen auf Isolirung als Ursache zurückzuführen, auch wenn diese selbst minder klar vorliegt. Es wird dann auch vielleicht gelingen, den Begriff der Isolirung schärfer zu fassen und die Machtsphäre derselben einigermassen abzugrenzen.

Unter Isolirung verstehe ich vorläufig demnach nur solche Fälle, in welchen eine Individuengruppe so gut wie vollständig von den übrigen Artgenossen getrennt lebt.

Eine solche Isolirung wirkt offenbar in doppeltem Sinne auf die ihr unterworfenen Organismen; einmal verhindert sie die Kreuzung mit den Artgenossen des ursprünglichen Wohngebietes und dann versetzt sie den Einwanderer und seine Nachkommen in neue Verhältnisse, die oft in vielfacher Beziehung von den bisher gewohnten abweichen, immer aber in der einen, dass die einwandernde Art selbst auf dem neuen Wohnplatz noch fehlt.

Es wird gut sein, diese beiden Faktoren getrennt von einander auf ihre Wirkung zu untersuchen.

Einfluss der Isolirung durch Verhinderung der Kreuzung.

Es fragt sich zuerst, ob allein durch Verhinderung der Kreuzung mit den Artgenossen des übrigen Wohngebietes die Ansiedler auf einem isolirten Platze zum Abändern, also zur Bildung einer neuen Varietät oder Art genöthigt werden?

Sehr viele werden geneigt sein, hierauf mit »Nein« zu antworten; jedoch erscheint die Frage einfacher, als sie ist, denn sie schliesst eine zweite Frage ein, diejenige nämlich nach den Ursachen der Constanz einer Art.

Die nächstliegende Vorstellung ist wohl die, dass die Constanz einer Art durch fortwährende Wechselkreuzung aller Individuen erhalten wird. Die diesem Satze zu Grunde liegende Anschauung mag richtig sein, dennoch kann er in der Form, in welcher er hier aufgestellt wurde, nicht vollkommen genau sein. Wäre er dies, so müsste Abänderung eintreten, sobald diese allgemeine Kreuzung, diese Vermischung Aller mit Allen aufhört, es müsste demnach jede isolirte Abtheilung einer Art ihre Charaktere mehr oder weniger verändert haben. Dies ist aber nicht der Fall.

Die Frage nach den Mitteln, durch welche die Constanz erhalten wird, hängt aufs Genaueste mit der Frage zusammen nach den Mitteln, durch welche sie zuerst hervorgebracht wird. Darüber nun gibt uns die schon im ersten Abschnitte dieser Schrift benutzte Umwandlungsgeschichte jener kleinen Schnecke der Steinheimer Süsswasserablagerungen den besten Aufschluss, und bei der geringen Hoffnung, die wir haben können, jemals den Bildungsprocess der Arten direkt vor unsern Augen ablaufen zu sehen, lohnt es sich wohl, diesen denkbar besten Ersatz dafür genau ins Auge zu fassen.

Es wurde oben schon erwähnt, dass die Ablagerungen, welche die neunzehn Arten von *Planorbis multiformis* enthalten, ungemein regelmässig und stetig entstanden sein müssen, so dass stets die höheren Schichten auch die später abgelagerten sind. Nun findet sich, wenn eine Art sich in eine neue Art umwandelt, stets zwischen der Schicht, welche die alte Art, und der Schicht, welche die Tochterart enthält, eine Schicht, welche angefüllt ist mit zahlreichen Uebergangsformen zwischen beiden Arten.

Da diese Zwischenschichten zwar von verschiedner Dicke sind bei den verschiednen Arten, aber doch stets so dick, dass Hunderte von Generationen darin abgelagert sein müssen, so lässt sich

allein schon aus diesen Thatsachen ein wichtiger Schluss ziehen, der Schluss, dass der Umwandlungsprocess der Arten allmälig vor sich geht, oder doch vor sich gehen kann, dass Hunderte von Generationen vergehen, ehe die alte Form sich vollständig in die neue umgewandelt hat, oder besser: ehe die neue Form vollständig ausgeprägt zur Alleinherrschaft gelangt.

Allein der Befund gestattet ein noch tieferes Eindringen. In den Uebergangsschichten findet sich zu unterst noch die Stammart in zahlreichen Exemplaren, und die Varietäten, welche neben ihnen vorkommen, weichen noch sehr wenig von ihr ab. In dem Masse aber als wir höher in der Uebergangszone empor steigen, mindert sich die Zahl der Grundform und werden die Abweichungen der in stets grösserer Ueberzahl auftretenden Varietäten stärker ausgeprägt, bis schliesslich die Stammart ganz fehlt und die Charaktere der Varietät constant und auf ihr Maximum entwickelt die neue Art darstellen.

Durch diese Thatsachen erfahren wir, dass der Process der Umbildung nicht nur im grossen Ganzen, sondern auch im Einzelnen ein langsamer und allmäliger ist, oder doch sein kann, dass also nicht etwa ein oder wenige Individuen den Process dadurch einleiten, dass sie Nachkommen erzeugen, welche schon die vollständigen Charaktere der neuen Art besitzen und der weitere Umwandlungsprocess dann darin bestände, dass diese plötzlich abgeänderten Nachkommen und ihre Descendenz im Laufe vieler Generationen die Stammart verdrängte.

Offenbar ist auch dieser Modus theoretisch sehr wohl denkbar und wir haben sogar allen Grund zu vermuthen, dass auch er thatsächlich vorkommt. Hier aber, in unserm speciellen Fall, verhält sich die Sache anders. Die Charaktere der neuen Art treten nicht gleich in voller Ausbildung auf, sondern steigern sich ganz allmälig von Generation zu Generation. Es ist dies ein Umstand, dessen thatsächlicher Beleg mir von hohem Werth zu sein scheint. Die Darwin'sche Annahme, dass Artunterschiede

durch allmälige Häufung kleiner individueller Abweichungen entstehen können, findet darin eine Bestätigung.

Auch diese Thatsache gibt uns indessen noch keinen vollständigen Einblick in die Mittel, durch welche schliesslich die Constanz der neuen Art erreicht wird. Wir sehen wohl, wie die alte Art an Individuenzahl fortwährend abnimmt, während die neue zunimmt und zugleich ihre Eigenthümlichkeiten immer schärfer ausprägt, aber auf welchem Wege diese Ausprägung der specifischen Merkmale zu Stande kommt, das lehrt uns erst die Betrachtung solcher Fälle, in welchen nicht blos ein auffallendes Merkmal der Schale sich verändert, sondern deren mehrere. Wir sehen dann, dass nicht etwa ein innerer Entwicklungstrieb die abändernden Individuen zwingt, in ganz bestimmter und alle in der gleichen Richtung abzuändern, sondern dass die verschiednen neuen Charaktere getrennt angestrebt werden, ein jeder einzelne von einer besondern Individuenreihe, um dann erst sekundär im Laufe der Generationen alle zusammen auf dasselbe Individuum übertragen zu werden.

Sehr belehrend in dieser Beziehung ist der Uebergang von *Planorbis multiformis trochiformis* zu *oxystomus*. Wie Hilgendorf selbst hervorhebt, »vollzieht sich hier eine Umbildung, bei der drei Eigenschaften zugleich geändert werden«, nämlich die Spira des thurmförmigen *trochiformis* drückt sich nieder, die Umgänge runden sich ab und es bildet sich ein Mundsaum. Nun finden sich in der Uebergangsschicht »Exemplare mit einer noch gut entwickelten Spira, aber mit schon ganz gerundeten Umgängen, andre schon ganz scheibenförmig, aber noch sehr deutlich kantig u. s. w. kurz, alle möglichen Zusammenstellungen scheinen vorzukommen«. Das Variiren des *trochiformis* findet also nicht in der Art statt, dass an allen abändernden Individuen gleichmässig alle drei Merkmale abänderten, sondern bei dem Einen variirt nur die Höhe der Spira, bei dem Andern nur die Gestalt der Umgänge, bei dem Dritten vielleicht bildet sich nur ein Mundsaum aus, keine von den drei

Veränderungen aber scheint im Stande gewesen zu sein, selbstständig eine gesonderte Art zu bilden, sondern die drei Variationen kombinirten sich zu der Einen neuen Art, dem *oxystomus*. Hier wurde also durch Vermengung dreier Varietäten die neue Form erzeugt.

Eine so vollständige Verschmelzung der drei Charaktere konnte nur durch fortgesetzte Kreuzung aller Individuen unter einander zu Stande kommen. Die oben aufgeworfene Frage: auf welchem Wege wird die Constanz, also die völlig scharfe Ausprägung der neuen Art erreicht, wird deshalb einfach die Antwort erhalten: durch Wechselkreuzung aller Individuen.

Es gilt dies offenbar nicht blos für solche prägnante Fälle, wie die Umwandlung des *Planorbis m. oxystomus*. Hier fällt es nur besonders ins Auge, dass die Constanzform nichts Anderes ist, als die Resultante aus den verschiednen Variationsformen. Es muss dies aber immer der Fall sein, denn auch da, wo es sich um die Erwerbung nur eines einzigen neuen Charakters handelte, würde doch dieser eine Charakter in sehr verschiednen Graden bei den verschiednen Individuen einer Generation entwickelt sein und seine Constanz würde auch nur auf dem Wege der Kreuzung erworben werden können.

Somit darf der folgende Satz als erwiesen angesehen werden: Die Constanz einer Art tritt nicht plötzlich, sondern allmälig ein, und entsteht durch Wechselkreuzung aller Individuen.

Es liegt nahe, aus diesem Satze weiter zu folgern, dass die Constanz, wenn sie einmal erreicht ist, aufhören müsse, sobald die Ursache, welche sie hervorgerufen, aufhöre, nämlich die Wechselkreuzung aller Individuen.

Daraus würde dann weiter folgen, dass die Isolirung eines Theils irgend welcher Art nothwendig und lediglich durch die reine Wirkung der Isolirung Variabilität hervorrufen und die Umbildung in eine neue Art einleiten müsse.

Wenn in dieser Richtung gar keine Thatsachen vorlägen, so würde es sehr schwierig, oder ganz unmöglich sein auf rein theoretischem Wege über Richtigkeit oder Unrichtigkeit dieser Folgerungen zu entscheiden.

Theoretisch würde sich die Ansicht sehr wohl vertreten lassen, dass lokale Isolirung, wenn sie nur lange genug andauert, durch die Verhinderung einer allgemeinen Wechselkreuzung nothwendig die Artcharaktere der isolirten Individuengruppe einigermassen umwandeln müsse.

Die Vertreter dieser Ansicht würden vielleicht folgendermassen schliessen.

Gesetzt die Constanz einer Art bedeute soviel wie absolute Gleichheit aller Individuen, so würde — natürlich unter Voraussetzung eines vollständigen Gleichbleibens der äussern Lebensbedingungen — eine isolirte Colonie dieser Art allerdings nicht abändern können. Es würde dabei ganz gleichgültig sein, ob diese Colonie von einem einzigen oder von vielen Auswanderern gegründet worden sei. Soweit wir wenigstens bis jetzt über Erblichkeit urtheilen können, würden in diesem Fall, wo Aeltern und Vorältern in einer langen Reihe von Generationen einander absolut glichen, auch die Nachkommen eines jeden Aelternpaares sich und den Aeltern vollständig gleichen müssen. In Wirklichkeit aber ist die sog. Constanz einer Art durchaus nichts Absolutes, sondern etwas sehr Relatives; auch eine noch so scharf ausgeprägte Constanz lässt doch immer noch Spielraum für das Auftreten individueller Verschiedenheiten. Wenn aber kein Individuum dem andern vollständig gleicht, und individuelle Verschiedenheiten vererbt werden, so muss eine jede von wenigen Individuen gegründete und isolirte Colonie die individuellen Eigenheiten ihrer Gründer in grösserer Ausdehnung, d. h. bei einem grösseren Bruchtheil der Bevölkerung aufweisen, als diese Eigenheiten auf dem ursprünglichen Stammgebiet sich vorfinden, ja die stete Inzucht muss sogar schliesslich zu einer Steigerung dieser Eigenheiten, d. h. zur Entwicklung neuer Artcharaktere führen, etwa so, wie

menschliche Familien, wenn sie eine Reihe von Generationen hindurch vor Kreuzung mit andern Familien geschützt wurden, einen ganz specifischen Habitus annehmen.

Diese theoretischen Betrachtungen scheinen vollkommen richtig und trotzdem müssen sie einen Fehler enthalten, denn die Thatsachen lehren uns, dass auch sehr lange andauernde Isolirung einer Colonie keineswegs immer zu Abänderungen führt, seien dieselben auch noch so unbedeutend. Die oben angeführten, kosmopolitischen Schmetterlinge beweisen dies schon, und ausserdem eine Menge andrer, sogleich mitzutheilender Fälle.

Der Fehler scheint mir einmal darin zu liegen, dass Colonien nur sehr selten von einzelnen Individuen oder Paaren abstammen werden; meistens wird eine grössere Individuenzahl sich an der Gründung derselben betheiligt haben, oft sogar eine überaus grosse und dies zwar dann, wenn die Isolirung des Gebietes erst sekundär durch geologische oder klimatische Veränderungen (Hebung und Senkung des Landes, Eiszeit) hervorgerufen wurde. In Colonien aber, welche durch eine grössere Individuenanzahl gegründet wurden, sind von vorn herein so vielartige individuelle Eigenheiten vertreten, dass lediglich durch Inzucht innerhalb der Colonie keine derselben einen überwiegenden Einfluss gewinnen und zu höherer Entwicklung gelangen kann. Von solchen Einflüssen aber, welche individuelle Merkmale durch Auslese zu steigern vermögen (Process der natürlichen Züchtung), muss hier vollständig abgesehen werden, da vollständige Gleichheit aller äussern Lebensbedingungen auf dem primären und sekundären Wohngebiet vorausgesetzt wurde.

Der grössere und entscheidende Fehler liegt aber offenbar in einer Ueberschätzung der individuellen Unterschiede. Beim Menschen, dem civilisirten wenigstens, fallen dieselben uns leicht ins Auge, aber schon bei unsern Haussäugethieren gehört eine ganz besondere Uebung dazu, einzelne Individuen aus der Heerde z. B. von Schafen herauszuerkennen und bei niedern Thieren entziehen sich die gewöhnlichen, individuellen Unterschiede constanter Arten

fast vollständig unsrer unmittelbaren Wahrnehmung und wir können sie nur mit Mühe durch besonders auf sie gerichtete Untersuchungen konstatiren.

Wenn wir aber nicht einmal im Stande sind, die Componenten von einander mit Bestimmtheit zu unterscheiden, wie sollten wir vermögen, die zwischen ihnen in der Mitte liegende Resultanten als verschieden zu erkennen? Daraus begreift sich leicht, dass, wenn selbst die eine Colonie einer Art eine etwas andere Mischung individueller Eigenheiten besässe, als die andere, wir dieselbe in vielen Fällen nicht wahrnehmen würden und demnach auch nicht von einer Abänderung reden könnten. Gewöhnlich wird dies aber nicht einmal der Fall sein, da die betreffende Colonie von der Zeit ihrer Gründung her schon eine so grosse Menge individueller Charaktere in sich enthielt, dass sie bei fortschreitender Vermehrung der Individuen sehr bald die gleiche Mannichfaltigkeit persönlicher Unterschiede aufweisen wird, wie die Stammcolonie.

Die Thatsachen nun, welche lehren, dass Isolirung nicht nothwendig zur Abänderung führt, dass vielmehr die einmal erreichte Constanz sehr lange Zeiträume hindurch beibehalten wird, auch wenn die Individuen in isolirten Gruppen getrennt leben, also von einer Kreuzung Aller mit Allen nicht mehr die Rede sein kann, sind neben vielen andern etwa folgende.

Von den oben bereits berührten kosmopolitischen Schmetterlingen[1]) sehe ich hier ab und erinnere zuerst an jene zahlreichen Fälle, in welchen Land- oder Süsswasserbewohner mit langsamer oder beschränkter Ortsbewegung auf sporadischen Wohnsitzen über ein weites Gebiet verbreitet sind. Viele Land-

---

1) Ich erwähne nur, dass ich ausser *Vanessa Cardui* noch *Van. Antiope* und *Van. Atalanta*, sowie *Colias Hyale* in mexicanischen und europäischen Exemplaren mit einander verglichen und nicht den geringsten constanten Unterschied in der Zeichnung aufgefunden habe. Auch die Färbung war bei *V. Cardui* und *Atalanta*, sowie bei *Colias Hyale* dieselbe, wich dagegen bei *V. Antiope* auf der Unterseite etwas ins Bräunliche ab. Da indessen geringe Unterschiede in der Totalfärbung höchst wahrscheinlich direkte Folgen anderer Ernährung sind, so kommen sie hier nicht in Betracht.

und Süsswasserschnecken sind in diesem Falle und nicht minder viele der Süsswasser-Crustaceen.

Wenn ich unter den Letzteren als speciell auszuführendes Beispiel einen *Phyllopoden* herausgreife, so bestimmt mich dazu nur die leichtere Nachweisbarkeit isolirter Wohnplätze.

Von der Gattung *Apus* ist die Art *Apus cancriformis* über einen grossen Theil von Europa verbreitet. Das Thier bewohnt seichte Pfützen, Tümpel und Wassergraben, welche im Sommer vollständig austrocknen, immer ohne regelmässigen und sehr häufig ohne jeden Abfluss sind. Eine jede *Apus*-Colonie befindet sich deshalb in fast absoluter Isolirtheit und dies um so mehr, als die nächsten Nachbarcolonien oft sehr weit entfernt sind und als es kein denkbares Mittel gibt, durch welches die im Schlamm niederfallenden und später eintrocknenden Eier in irgend welcher Häufigkeit nach andern Stellen transportirt werden könnten[1].

Die Ausbreitung der Art ist wohl auf eine Zeit zurückzuführen, in welcher das Tiefland von Europa noch auf weite Strecken hin von zusammenhängenden Sümpfen bedeckt und eine aktive Wanderung des lebenden Thiers noch möglich war. Dass die indirekte Ausbreitung dieser Art durch zufällige Verschleppung der im Schlamm eingetrockneten Eier nur äusserst selten vorkommt, geht offenbar schon aus dem Umstand hervor, dass *Apus* an zahlreichen Orten mitten in seinem Verbreitungsgebiet fehlt, an denen die günstigsten Bedingungen für seine Existenz vorhanden wären, während er die einmal besetzten Wohnplätze mit grösster Zähigkeit festhält.

Dieser *Apus* kommt nun in ganz Deutschland, wie in Frankreich vor, an der deutschen Ostseeküste bei Königsberg und Danzig, wie bei Berlin, Frankfurt am Main, Strassburg und an vielen

---

1) Als dies niedergeschrieben wurde, war das Eintrocknen der Eier von *Apus* im Schlamm noch Hypothese. Sie ist inzwischen durch die schönen Untersuchungen v. Siebold's über den *Apus* zur Gewissheit geworden. Siehe: v. Siebold »Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden«. Leipzig 1871.

andern, vereinzelten und meist auch ganz kleinen Fundorten. Man kann wohl behaupten, dass eine Kreuzung von Individuen zweier solcher Colonien, z. B. der Frankfurter und der Strassburger *Apoden* nicht vorkommen kann, und dass diese Thiere seit Jahrhunderten dieselben Tümpel und Gräben oder doch wenigstens das gleiche, eng umgrenzte Territorium bewohnen, und doch haben sie sich nicht in eine Anzahl nahverwandter Arten oder in Varietäten gespalten.

Dass dieselben seit mehr als einigen Jahrtausenden existiren, beweist ihr Vorhandensein in England, während ihre Vertretung durch den *Apus longicaudatus Le Conte* und den *Apus obtusus James* in Nord-Amerika die Entstehung dieser *Apus*-Arten in die Zeit verlegen lassen, in welcher keine Landverbindung mehr zwischen Amerika und Europa bestand, in welcher die hypothetische *Atlantis* bereits untergesunken war.

Einen weiteren Beleg für meine Ansicht finde ich in der Thatsache, dass Wohngebiete, welche nicht nur für einzelne Arten, sondern für ganze Gruppen von Arten, z. B. für sämmtliche Landbewohner als isolirt zu betrachten sind, sehr häufig einzelne abgeänderte, also für sie endemische Arten enthalten, während viele andere völlig unverändert geblieben sind. Ich wähle als Beleg die für die Wahrnehmung jeder kleinsten Veränderung so überaus günstige Gruppe der Schmetterlinge.

Dass die Insel Sardinien in Gemeinschaft mit dem benachbarten Corsica für Tagschmetterlinge als isolirte Station gelten darf, geht aus der Thatsache hervor, dass diese Inselgruppe nicht weniger als neun nur ihr eigenthümliche Varietäten oder Arten von Tagschmetterlingen besitzt, von welchen keine sich nach dem Festland von Italien hin verbreitet hat. Unter diesen befindet sich auch die *Vanessa ichnusa*, welche sich von der über ganz Europa verbreiteten, das Tiefland, wie die Alpen bewohnenden *Vanessa urticae* hauptsächlich durch die Abwesenheit zweier schwarzen Flecke auf den Vorderflügeln unterscheidet. Sie kann demnach nur von dieser *V. urticae* oder von einem beiden Arten gemeinsamen und sehr

nahe stehenden Stammvater sich abgezweigt haben. Ein entfernterer, aber doch immerhin noch sehr naher Verwandter der *V. urticae* ist die *V. polychloros* und diese findet sich ebenfalls auf Corsica-Sardinien vor und zwar vollkommen unverändert[1]. *V. polychloros* besitzt bekanntlich eine der *V. urticae* sehr ähnliche Zeichnung, unter Anderm auch die zwei schwarzen Flecken auf den Vorderflügeln, welche bei der sardischen Abart fehlen[2]!

Ein ganz ähnlicher Fall ist der von zwei Arten der Gattung *Pieris*, von denen die eine, *P. Tagis Hb.*, sich in eine sardische Lokalform umgewandelt hat (*var. Insularis Stgr.*), während die andere (*P. Daplidice L.*) völlig unverändert auf beiden Inseln vorkommt.

Solchen Beispielen lässt sich indessen einwerfen, dass der Beweis einer gleichzeitigen Einwanderung der beiden Arten fehle, dass das Nichtabändern vieler Arten seinen Grund darin haben könne, dass dieselben viel später auf die isolirte Station gelangt seien, somit die nöthige Zeit gemangelt habe, um eine Abänderung hervorzurufen.

Es liesse sich darauf antworten, dass gegen eine ganz kürzliche Einwanderung die grosse Häufigkeit sowohl der *V. Polychloros* als der *Pieris Daplidice* auf der Insel spreche, dass man somit erwarten dürfte, wenigstens die ersten Anfänge einer Abänderung zu bemerken, falls überhaupt *Amixie*[3] (Kreuzungsverhinderung durch Isolirung) nothwendig zum Abändern führe, dass aber von solchen Anfängen durchaus Nichts wahrzunehmen sei.

---

1) An zwanzig, aus Sardinien mitgebrachten Exemplaren vermochte ich keine, noch so geringe Verschiedenheit in der Zeichnung von Freiburger Exemplaren aufzufinden.

2) Diese Flecken charakterisiren mit eine ganze Gruppe von Arten der Gattung *Vanessa*, und *V. ichnusa* ist die einzige Art dieser Gruppe, welcher sie mangeln.

3) *Amixie* = Nichtvermischung, Nichtkreuzung werde ich von nun an in dem oben angedeuteten speciellen Sinn der »Kreuzungsverhinderung durch Isolirung« gebrauchen, da die deutsche Umschreibung zu schleppend, das Wort »Isolirung« allein aber zweideutig ist.

Der Beweis freilich einer gleichzeitigen Einwanderung von beiderlei Arten lässt sich in diesen Fällen nicht beibringen.

Um ihn zu führen, und damit alle jene Einwürfe abzuschneiden, welche behaupten, dass in den Fällen von Nichtabänderung die Zeit der Isolirung eine zu kurze gewesen sei, wende ich mich an jene Schmetterlinge, welche zugleich die höchsten Alpen und die Polargegenden bewohnen.

Nach der DARWIN'schen Hypothese, an deren Stelle bisher noch Niemand eine bessere zu setzen gewusst hat, muss die Trennung solcher Arten bis zur Eiszeit zurückverlegt werden. Seit jener Zeit also waren die alpinen und polaren Colonien dieser Arten vollständig von einander getrennt und dennoch haben viele von ihnen nicht abgeändert; so sind sich z. B. *Lycaena Donzelii* und *Lycaena Pheretes* auf beiden Gebieten so genau gleich geblieben, dass sie den so äusserst gewissenhaft unterscheidenden Entomologen keinen Anlass zur Aufstellung einer polaren oder alpinen Varietät gegeben haben. Ebenso *Argynnis Pales S. V.* und *Erebia Manto S. V.*[1]).

Bei andern Arten aber unterscheidet man Lokalvarietäten und mit vollem Recht, denn die Individuen zeigen gewisse constante, wenn auch nicht bedeutende Unterschiede in Färbung und Zeichnung, je nachdem sie der Polar- oder der Alpencolonie angehören. Somit haben also Arten, welche genau dieselben Zeiträume hindurch der Isolirung ausgesetzt waren, theils abgeändert, theils auch nicht, gewiss ein schlagender Beweis dafür, dass Verhinderung der allgemeinen Kreuzung durch Isolirung (*Amixie*) nicht nothwendig schon Abänderung mit sich bringt.

Somit steht es wohl fest, dass die Constanz einer Art, wenn sie einmal erreicht ist, nicht wieder aufhört, mag die Gesammtmasse der Individuen ein zusammenhängendes Gebiet bewohnen, oder einem Archipelagus vergleichbare, sporadische Wohnsitze haben, oder auf zwei oder mehrere, vollständig von einander getrennte Wohnsitze getheilt sein. Das zu Grunde liegende Gesetz

1) Siehe: STAUDINGER, Reise nach Finmarken, Stett entom. Zeit. Bd. 22, S. 339.

darf man vielleicht so formuliren: Die einmal erreichte Constanz wird so lange beibehalten, bis eine Ursache eintritt, die zur Abänderung zwingt. Es ist gewissermassen das »Gesetz der Trägheit« auf die organische Welt angewandt; die einmal begonnene Bewegung (in der Constanzrichtung) dauert so lange fort, bis ein Moment eintritt, welches sie ablenkt, umwandelt oder ganz sistirt. Ein solches Moment ist aber nicht die lokale Isolirung. Die Constanz wird zwar erlangt durch Wechselkreuzung aller Individuen, für ihre Erhaltung aber genügt auch die Wechselkreuzung vieler Individuen, wie sie auf isolirten Gebieten beisammen wohnen.

So muss denn die oben aufgeworfene Frage, ob allein durch Verhinderung der Kreuzung mit den Artgenossen des übrigen Wohngebiets die Bewohner eines isolirten Platzes zum Abändern gezwungen werden, negativ beantwortet werden. Isolirung muss nicht nothwendig Abänderung veranlassen; es bleibt aber die Möglichkeit zu untersuchen, ob sie es nicht könne, wenn auch nur unter ganz bestimmten Verhältnissen.

Bisher wurde immer die Constanz der wandernden und später isolirten Art vorausgesetzt, offenbar kann aber auch eine variable Art sich ausbreiten und auf isolirte Gebiete gelangen und es muss dies sogar häufig geschehen, da — wie die Steinheimer *Planorbis*-Arten es zeigen — eine jede Art viele Generationen hindurch variabel war, ehe sie zur Constanz gelangte, da mit andern Worten der Periode der Constanz eine solche der Variabilität vorhergeht.

Wenn diese Letztere auch meist eine viel kürzere Dauer besitzt, als Erstere[1]), so erstreckt sie sich doch immerhin über Hunderte von Generationen. Wie würde sich die Sache gestalten, wenn eine in der Periode der Variabilität befind-

1) Nach den Angaben HILGENDORF's besitzen die Zwischenschichten, welche die Uebergangsformen enthalten, fast immer eine geringere häufig eine sehr viel geringere Dicke als diejenigen Schichten, welche die constant gewordnen Formen einschliessen. A. a. O.

liche Art[1]) *Colonisten nach einem isolirten Gebiet absendete?*

Es lässt sich unschwer nachweisen, dass in diesem Falle das isolirte Gebiet, auch wenn dasselbe, wie vorausgesetzt wurde, durchaus keine veränderten Lebensbedingungen enthält, doch eine Art hervorbringen wird, welche in einigen Charakteren von der des übrigen Verbreitungsgebietes abweicht.

Auf beiden Gebieten wird die Constanz angestrebt werden, beide Individuengruppen, die des Stammgebietes und die der isolirten Station werden durch fortgesetzte Wechselkreuzung unter sich allmälig die Constanz erreichen. Nun wurde aber gezeigt, dass die constante Form die Resultante aus alle den zahlreichen Formen der Variabilitätsperiode ist. Sind die Componenten gleich, so muss auch die Resultante dieselbe sein; dies findet statt, wenn die Einwanderung in der Constanzperiode erfolgt. Geschieht sie dagegen in der Variationsperiode, so ist es im höchsten Grad unwahrscheinlich, *dass die Componenten jemals gleich sein werden.* Gesetzt, die variable Art weise drei Hauptabweichungen auf, *a*, *b* und *c*, so wird das Endresultat der Kreuzung dieser drei Varietäten davon abhängen, in welchem Zahlenverhältniss sie vorhanden sind; verhalten sie sich z. B. wie 1 : 10 : 100, so wird die aus ihnen hervorwachsende constante Form viel näher an der häufigsten Varietät *c* stehen, als an der seltenen *a*.

Nun wird es zwar selten vorkommen, dass auf einer isolirten Station *nur* die eine oder nur zwei von den drei Variationen auftreten, weil erfahrungsgemäss ein Individuum nicht nur seine

---

1) Anstatt einfach von constanten und variabeln Arten ziehe ich es vor, von Arten zu reden, »welche sich in der Constanz- oder Variationsperiode befinden«, nicht etwa deshalb, weil ich die beiden Ausdrucksweisen nicht für gleichbedeutend hielte, sondern weil wir allzusehr gewohnt sind, in der Constanz oder Variabilität einer Art bleibende, eingeborne Charaktere dieser Art zu sehen, während die andre Ausdrucksweise diese Charaktere als vorübergehende Zustände sofort kennzeichnet. Welche Ursachen den Eintritt dieser Perioden herbeiführen kann hier ganz aus dem Spiel bleiben; ich halte mich einfach an die Thatsache, dass sie eintreten.

eignen Charaktere auf die Nachkommen vererbt, sondern auch die seiner Vorfahren, aber es wird fast mit Nothwendigkeit das Verhältniss, in welchem die drei Varietäten auf der isolirten Station auftreten, ein anderes sein müssen, als auf dem ursprünglichen Gebiet.

Nehmen wir z. B. an, ein weibliches Individuum der Varietät *a*, befruchtet von einem männlichen der Varietät *b* sei die einzige Gründerin der Colonie, so werden zwar unter ihren direkten oder indirekten Nachkommen sich gewiss auch solche der Varietät *c* finden, allein sicherlich nicht in derselben überwiegenden Majorität, wie auf dem Stammesgebiet; die drei Varietäten würden sich nach vollständiger Ausbreitung über das neue Gebiet vielleicht verhalten wie 100 : 10 : 1 und Niemand wird zweifeln, dass alsdann das schliessliche Resultat der Kreuzung, die constante Form, ein etwas anderes sein muss, als auf dem Stammesgebiet; es wird der Form *a* näher stehen als der Form *c*.

Mag aber die Ansiedelung von einem oder von vielen Auswanderern ihren Anfang nehmen, mögen darin nur einige oder auch alle im Stammesgebiet vorkommende Variationen enthalten sein, immer wird das Verhältniss, in welchem die Variationen zu einander stehen, ein anderes sein als auf dem ursprünglichen Wohngebiet, und es müsste gradezu ein Wunder genannt werden, wenn je die beiden Gebiete im Zahlenverhältniss ihrer Bewohner vollständig mit einander übereinstimmen sollten.

Ist das aber nicht der Fall, so muss nothwendig auch das Endresultat der Kreuzung, die constante Form, auf beiden Gebieten eine verschiedne sein.

Die Grösse der Verschiedenheit beider Constanzformen wird einmal von der Grösse des Unterschieds zwischen den primären Variationen und dann von dem numerischen Verhältniss dieser Variationen abhängen, sie wird in jedem Falle nicht grösser sein können, als der Unterschied zwischen den beiden am weitesten von einander abweichenden Variationen, also in den meisten Fällen, absolut genommen, eine geringe sein müssen.

Es können demnach allerdings neue Varietäten oder Arten nur in Folge der Isolirung selbst oder — was dasselbe sagt — lediglich durch *Amixie* oder Verhinderung der Kreuzung mit den Artgenossen des Stammgebietes entstehen, aber nur dann, wenn die Einwanderung auf das isolirte Gebiet in eine Variationsperiode der Art fällt.

Ich glaube, dass auf diese Weise eine ganze Klasse von Lokalvarietäten und sog. vikarirenden Arten entstanden ist und zwar die Mehrzahl aller derer, bei welchen der Unterschied von der Stammform ein rein morphologischer ist.

Nur indifferente Charaktere können durch *Amixie* in der Variationsperiode abgeändert werden; sobald ein Charakter von Nutzen für die Art ist, bemächtigt sich seiner die natürliche Züchtung, und diesem weit stärkeren Faktor gegenüber treten die schwachen Wirkungen der *Amixie* vollständig zurück. Natürliche Züchtung ist im Stande, nützliche Charaktere hervorzuziehen und zur Herrschaft zu bringen, auch wenn sie anfänglich nur bei wenigen unter Millionen von Individuen vorhanden waren, wie weiter unten zu zeigen versucht werden soll; es ist gewissermassen gleichgültig für natürliche Züchtung, in welchem Zahlenverhältniss die verschiednen Variationen der Art sich vorfinden. Damit aber ist jede Wirkung der *Amixie* vernichtet, da dieselbe grade auf der Verschiedenheit dieses Zahlenverhältnisses an verschiednen Wohnplätzen beruht.

Wenn ich nun versuchen will, eine Reihe von Fällen anzuführen, in denen mir Abänderungen durch *Amixie* in der Variationsperiode entstanden zu sein scheinen, so muss ich etwas weiter ausholen, da zuerst festgestellt werden muss, dass die abgeänderten Charaktere, um die es sich in ihnen handelt, nur eine rein morphologische Bedeutung haben.

Obgleich Niemand bezweifeln wird, dass es rein morphologische Charaktere gibt, so ist es doch im einzelnen Fall sehr schwer, sie als solche nachzuweisen. Ich wähle deshalb eine Thiergruppe aus, bei der dieser Nachweis mit grösserer Sicherheit geführt werden

kann, als sonst, und welche zugleich sehr prägnante Beispiele für die angedeutete Wirkung der Isolirung darbietet: die Gruppe der Tagschmetterlinge. Ich beginne mit einer Analyse der Schmetterlingsflügel, mit dem Versuch, die rein morphologischen Charaktere in Zeichnung und Färbung derselben von jenen zu sondern, welche einen Werth für das Leben der Art besitzen.

Mit wenigen Ausnahmen finden wir bei den Tagschmetterlingen die Ober- und Unterseite der Flügel verschieden gefärbt und gezeichnet, oft so gänzlich verschieden, nach einem so ganz andern System, dass es sogleich einleuchtet, es muss die Färbung beider Flächen verschiednen Ursachen ihren Ursprung verdanken. Es ist nicht schwer zu bemerken, was bereits von WALLACE und DARWIN und andern Forschern hervorgehoben wurde, dass die Unterseite häufig der gewöhnlichen Umgebung des ruhenden Schmetterlings angepasst ist. Bekanntlich sitzen diese Thiere mit zusammengeklappten Flügeln, so dass nur die Unterseite der Flügel sichtbar ist. Schon die blosse Uebereinstimmung dieser Seite im Farbenton mit dem der Umgebung muss den Schmetterling einigermassen verstecken, wie dies leicht durch zahlreiche Beispiele erläutert werden könnte und von WALLACE[1]) bereits erläutert worden ist. Aber nicht selten geht die Aehnlichkeit mit der Umgebung in wunderbarer Weise bis ins Einzelste. WALLACE hat dafür einen besonders interessanten Fall an einem tropischen Tagfalter, der *Kallima Inachis* angeführt, der im Sitzen vollständig den welken Blättern gleicht, unter welchen er sich niederlässt. Man braucht aber gar nicht in die Tropen zu wandern, unsere Waldschmetterlinge *Satyrus Proserpina* und *Hermione* zeigen eine fast eben so vollständige Anpassung an ihre Umgebung. Ich erinnere mich aus meiner Knabenzeit sehr wohl, wie ich oft den Flug eines dieser Falter mit den Augen verfolgte, bis er sich auf seinem gewöhnlichen Ruheplatz, einem dicken Buchenstamm niederliess. Obgleich

---

1) Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl, deutsche Ausgabe von BERNHARD MEYER. Erlangen 1870.

ich den Blick nicht verwandte von dem Punkt, wo er den Stamm berührt hatte, so war das Thier doch wie verschwunden und gar oft flog es auf, ehe ich im Stande war, es wahrzunehmen. Die Unterseite dieser Falter gleicht so genau der von gelben, braunen und weissen Flechten scheckig überzogenen Rinde der Buchen, dass der auf ihr ruhende, die Flügel zugleich möglichst niederdrückende Schmetterling fast vollständig unsichtbar ist.

Dass eine so vollkommene Anpassung an die Umgebung dem Schmetterling von Nutzen sein muss, liegt auf der Hand, und dies einmal zugegeben, möchte sich schwerlich etwas einwenden lassen, wenn Wallace und Darwin solche angepasste Färbungen durch die Thätigkeit der natürlichen Züchtung entstanden sich denken.

Wenn somit mit grosser Sicherheit behauptet werden darf, dass die Färbung und Zeichnung der Unterseite der Falterflügel zum Theil wenigstens von äusseren Umständen abhängig ist und durch sie bestimmt wird, so verhält es sich bei der Oberseite ganz anders.

Die Oberseite zeigt das Thier zumeist nur im Flug, gelegentlich auch, wenn es auf Blüthen sitzend saugt, stets aber nur in wachem Zustand, wenn seine Sinne die nahende Gefahr anmelden und schnelle Flucht möglich machen. Ich habe Tagschmetterlinge in einem mit Gaze überzogenen Zwinger gehalten und war oft überrascht davon, wie viele, besonders von gewissen Arten bei Nacht von Spinnen und anderen Raubthieren gefressen wurden, während ich nie bemerkte, dass dies im hellen Sonnenschein geschehen wäre. Die Tagschmetterlinge sind aber nicht nur am Tage sehr auf ihrer Hut, sondern sie sind auch am Tage weniger Angriffen ausgesetzt. Dass Vögel sich mit dem Fange der Schmetterlinge im Fluge abgeben, geschieht in unsern Breiten gewiss nur ausnahmsweise, und auch Libellen werden nur Wenigen gefährlich werden.

Wenn aber auch zahlreichere Feinde die Tagfalter im Flug bedrohten, so würde doch keinerlei Färbung ihrer Flügel ihnen Schutz gewähren können, da die dunkelste wie die hellste Farbe gleichmässig vom blauen Himmel oder den wechselnden Farben der

Erde absticht und die Flugbewegung allein genügt, um den Schmetterling nach allen Seiten hin sichtbar zu machen. Somit können schützende Färbungen der nur beim Flug sichtbaren Oberseite nicht erwartet werden und noch viel weniger ganz ins Specielle gehende Anpassungen in der Zeichnung.

Wenn nun trotzdem Beides vorkommt, so bedarf dies den Nachweis besonderer Verhältnisse und Ursachen, der denn auch unschwer geleistet werden kann.

Allgemeine schützende Färbung der Oberseite findet sich nicht selten bei den Weibchen der Tagschmetterlinge, so z. B. in der Gruppe der Bläulinge (*Lycaenidae*). Die Weibchen sind hier häufig braun, während die Männchen meist blaue Färbung ihrer Oberseite besitzen. Es ist keine Frage, dass die Farbe Erstere weniger bemerklich macht, und da sie weit geringer an Zahl sind als die Männchen, dagegen aber länger leben müssen als diese, sollen sie nach der Begattung noch ihre Eier ablegen und so ihre Art erhalten, so begreift es sich sehr wohl, dass sie den Männchen gegenüber vor Feinden besser geschützt wurden. Es ist nur scheinbar ein Widerspruch, wenn ich hier die braune Färbung der Weibchen als eine schützende in Anspruch nehme, während ich vorher zu zeigen mich bemühte, dass es für Schmetterlinge im Flug keine schützenden Färbungen geben kann.

Während des Fluges schützt sie die braune Färbung in der That nicht, aber sie haben die eigenthümliche Gewohnheit — wie ich in meinem Schmetterlingszwinger beobachtete — meist mit halb oder ganz geöffneten Flügeln zu sitzen. In dieser Stellung werden die Eier zwischen die Einzelkelche von Kleeblumen oder andern schmetterlingsblüthigen Pflanzen abgelegt, und zwar nicht rasch hinter einander, wie dies andere Falter thun (z. B. *Vanessa*-Arten), sondern langsam und einzeln. Zehn Minuten lang sah ich öfters den Schmetterling auf ein und derselben Blume sitzen, um endlich wenige (2–3) Eier rasch hinter einander abzulegen. Dann folgte wieder eine lange Pause und während dieser ganzen Zeit sass das Thier mit vollständig ausgebreiteten Flügeln still da.

Bei solchen Lebensgewohnheiten muss die braune Farbe in der That ein Schutz sein und wesentlich dazu beitragen, die eierlegenden Weibchen ihren lauernden Feinden, den Spinnen, zu verbergen. Dass die Farbe sie wirklich bis auf einen gewissen Grad versteckt, habe ich an mir selbst erfahren können, indem ich oft lange nach einem dicht vor mir sitzenden Weibchen suchen musste, wenn ich es für einige Augenblicke aus den Augen gelassen hatte. Ein Männchen in gleicher Stellung würde mir sofort durch das leuchtende Blau seiner Oberseite aufgefallen sein. Dieselben sitzen indessen stets mit geschlossenen Flügeln.

Man könnte nun freilich fragen, warum die Weibchen nicht desgleichen thun, und es kann darauf nur mit dem Hinweis auf die Thatsache geantwortet werden, dass sie es eben **nicht** thun. Für den Process der natürlichen Züchtung ist es übrigens auch ganz gleichgültig, ob das Oeffnen der Flügel bei der Eierablage eine nothwendige Folge der mit diesem Akte verbundnen kombinirten Muskelbewegungen ist, oder etwa nur eine schlechte Gewohnheit, die im Vertrauen auf die schützende Färbung angenommen worden sein könnte; in beiden Fällen wird die natürliche Züchtung solange jede blaue Variation der Weibchen nicht aufkommen lassen, als sie die Gewohnheit des Flügelausbreitens bei der Eierablage nicht aufgeben. Denn dass bei den Bläulingen die primäre Farbe die braune ist und die blaue erst erworben wurde, das lässt sich aus dem jetzigen Aussehen der Mitglieder dieser Familie mit grosser Bestimmtheit schliessen.

Ausser diesen dunkleren Färbungen der Oberseite bei weiblichen Tagfaltern, welche als schützende betrachtet und demnach durch natürliche Züchtung erhalten und befestigt und durch äussere Lebensverhältnisse bedingt werden, gibt es aber noch **ganz ins Einzelne gehende Anpassungen in Färbung und Zeichnung**. BATES hat zuerst auf das höchst interessante, und für die Theorie der natürlichen Züchtung so ungemein beweisende Phänomen der **Nachahmung** »*Mimicry*« aufmerksam gemacht und WALLACE dasselbe in einem besonderen Aufsatze in vortrefflicher Weise be-

leuchtet. WALLACE[1]) zeigte, dass seltne Arten, und manchmal sogar nur die Weibchen derselben, zuweilen gänzlich vom Typus ihrer Verwandten abweichen in Allem, was Färbung und Zeichnung belangt und in Beidem in überraschender Weise Schmetterlingen aus ganz andern Familien bis zum Verwechseln ähnlich sind. In einem Falle liess sich nachweisen, dass die nachgeahmte Art — der tropischen Familie der *Heliconiden* angehörig — durch den widerwärtigen Geschmack und Geruch ihrer Säfte vor der Verfolgung durch die in den Tropen häufigen Insekten-fressenden Vögel geschützt wird, und da der dieselbe nachahmende Schmetterling mitten unter ihnen lebt, so wird es gewiss als eine völlig zutreffende Erklärung angesehen werden müssen, wenn WALLACE annimmt, dass ihre Aehnlichkeit mit der verschmähten Art ihnen dieselbe Immunität zusichert, und demgemäss ihre auffallende Färbung und Zeichnung aus einem Process der natürlichen Züchtung herleitet. Die Anpassung bezieht sich bei den Nachahmern der *Heliconiden* auf beide Seiten der Flügel, sie kann sich auch auf die übrigen Körpertheile erstrecken, ja es kann sogar in der Färbung des Rumpfes die Hauptähnlichkeit mit der nachgeahmten Art liegen, wie z. B. bei unsern *Sesia*-Arten.

Die beiden soeben besprochenen Fälle, nämlich die Copirung einer fremden Art (*Mimicry*) zum Zwecke des Schutzes und die Annahme oder Beibehaltung einer dunkleren Gesammtfärbung bei gewissen Weibchen sind die einzigen, in denen die obere Fläche der Flügel in Farbe und Zeichnung äussern Lebensbedingungen angepasst wird, die einzigen also, bei welchen dieselbe nicht eine rein morphologische Bedeutung hat.

Man wird mir vielleicht mit WALLACE einwerfen, dass alle die bei Tagfaltern so häufigen Fälle von *sexuellem Dimorphismus* hierher gehörten, alle jene Fälle, in denen die beiden Geschlechter verschiedne Zeichnnngen auf der obern Seite der Flügel besitzen. Ich

---

1) Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. 1870.

glaube indessen, dass nur in einigen jener Fälle, in welchen der Mann eine brillante, das Weib eine unscheinbare Totalfärbung besitzt, dieselbe als eine vor Entdeckung sichernde betrachtet und ihre Entstehung oder Erhaltung auf Rechnung des gewöhnlichen Processes der natürlichen Züchtung gesetzt werden kann; alle feineren Unterschiede der Geschlechter aber in Färbung und Zeichnung, wie sie so ausserordentlich häufig vorkommen, ohne dass durch sie die Totalfärbung der Flügel irgend erheblich verändert, Mann oder Weib weniger auffällig gemacht würden, müssen nach meiner Ueberzeugung auf Rechnung des von DARWIN aufgestellten und in so grosser Ausdehnung angenommenen Processes der geschlechtlichen Zuchtwahl gesetzt werden.

Dass nicht alle sekundären Geschlechtsunterschiede durch die grössere Schutzbedürftigkeit des weiblichen Geschlechts erklärt und von natürlicher Züchtung abgeleitet werden können, geht aus der schon von DARWIN hervorgehobenen Thatsache hervor, dass nicht selten grade die Weibchen es sind, welche die auffallendere Färbung besitzen. Dies ist z. B. bei fast allen unsern einheimischen *Satyriden* der Fall, wenn sie überhaupt *sexuell dimorph* sind.

Dass nun ein Process der geschlechtlichen Zuchtwahl in der Natur wirklich existirt, scheint mir nach den umfassenden Nachweisen, welche DARWIN[1]) in seinem neuesten Werke darüber gibt, kaum bezweifelt werden zu können — trotzdem eine direkte Beobachtung des Processes bis jetzt noch nicht gelungen ist — und es kann sich höchstens darum handeln, ob DARWIN ihm nicht eine allzugrosse Tragweite zugeschrieben hat.

Nehmen wir nun auch an, dass die meisten Unterschiede der Geschlechter in Färbung der Flügel-Oberseite diesem Process ihren Ursprung verdanken, und schliessen daraus weiter, dass die Oberseite der Flügel in Farbe, wie in Zeichnung, ja gelegentlich sogar etwas in der Form durch diesen Process verändert werden kann,

---

1) »Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl«. Stuttgart 1871.

so wird dies doch an dem oben aufgestellten Satze, dass die Oberseite einen rein morphologischen Charakter hat, Nichts ändern. Denn die geschlechtliche Züchtung bewirkt nur solche Veränderungen, welche in unserm Sinne rein morphologische sind.

Man wird dies vielleicht nicht sogleich zugeben, da die Aehnlichkeit dieses Processes mit dem der natürlichen Züchtung dazu verleitet, auch ihre Wirkungen zu identificiren. Die Aehnlichkeit liegt darin, dass in beiden Processen eine neue Form dadurch fixirt oder zur herrschenden gemacht wird, dass ihre Träger eben durch diese neuen Charaktere einen Vortheil im Kampfe ums Dasein gewinnen. Es sind Beides Auslese-Processe und sobald man nur die einzelnen Individuen ins Auge fasst, können diese neuen Charaktere in keinem von beiden Fällen als indifferente, oder morphologische aufgefasst werden, da sie ihren Trägern nützlich sind. Ganz anders aber, wenn man sie als Charaktere der Art betrachtet. Die Abänderungen, welche die natürliche Züchtung hervorbringt, erhöhen stets die Existenzfähigkeit der Art, verleihen ihr in irgend welcher Weise ein Uebergewicht über andre Arten, einen Vortheil im Kampfe ums Dasein, während die durch geschlechtliche Zuchtwahl hervorgerufnen neuen Charaktere dies in keiner Weise thun. Sobald der betreffende Charakter zur Herrschaft gelangt ist, d. h. sobald ihn alle Individuen des einen Geschlechtes besitzen, hört sogar sein Nutzen für das einzelne Individuum auf.

Dieser scharfe Unterschied im Wesen der durch natürliche Züchtung hervorgerufenen Charaktere hat seine Ursache in der Verschiedenheit der treibenden Momente, welche die beiden Processe bedingen.

Bei der natürlichen Züchtung sind dies einerseits die Variabilität und andrerseits äussere Lebensbedingungen, welchen sich eben der Organismus möglichst anzupassen sucht. Das erste Moment liegt in der physischen Natur der betreffenden Art, das zweite aber stets ausser ihr.

Bei der geschlechtlichen Züchtung dagegen liegen beide Momente innerhalb der physischen Natur der Art, sowohl

die Variabilität des einen Geschlechtes, als die Geschmacksrichtung des andern. Es sind gewissermassen Binneneinflüsse, welche hier wirken, der ganze Process ist eine interne Angelegenheit der Art, und die neuen Charaktere, welche er hervorbringt, verändern nicht die Beziehungen der Art zu ihren physikalischen Lebensbedingungen oder zu den andern Arten, sie berühren gewissermassen nicht ihre Weltstellung, da sie ihre Existenzfähigkeit weder erhöhen noch herabsetzen.

Wenn wir sonach unter indifferenten oder rein morphologischen Charakteren einer Art solche verstehen, welche der Art weder von Vortheil noch von Nachtheil im Kampfe ums Dasein sind, so müssen zweifellos diejenigen zu ihnen gerechnet werden, welche durch geschlechtliche Züchtung entstanden sind.

Wir dürfen somit den Satz für hinreichend belegt betrachten: dass die Färbung und Zeichnung der obern Flügelfläche bei Tagschmetterlingen mit Ausnahme der Fälle von *Mimicry* und von schützender Totalfärbung als rein morphologische Charaktere der Art aufzufassen sind.

Nachdem dies festgestellt ist, gehe ich über zur Anführung solcher Fälle, in denen mir die eingetretene Abänderung der Artcharaktere auf die kreuzungshindernde Wirkung der Isolirung zurückführbar scheint. Ich glaube, dass eine grosse Anzahl von sog. vikarirenden Arten oder von Lokalvarietäten hierher gehört; für sehr viele dieser Formen bietet die Annahme, dass sie durch *Amixie* in der Variationsperiode entstanden seien, eine, wie mir scheint, annehmbare Erklärung, und hierher gehören alle jene zahlreichen Fälle von Schmetterlingen, welche, auf isolirtem Gebiet lebend, durch geringe Unterschiede der Zeichnung von der nächstverwandten Art sich unterscheiden. Blosse Unterschiede der Färbung können nicht mit gleicher Sicherheit auf *Amixie* bezogen werden, obgleich auch sie auf diesem Wege entstehen können, da die blosse Färbung wohl in gewissem Grade von äussern Lebensbedingungen, Nahrung, Klima direkt abhängig ist.

Einer der lehrreichsten Fälle ist vielleicht der der schon oben erwähnten *Vanessa ichnusa* auf Corsica-Sardinien. Die Uebereinstimmung dieses Schmetterlings mit dem über ganz Europa verbreiteten kleinen Fuchs (*Vanessa urticae*) ist, was Färbung anbetrifft, beinahe vollständig, es sind fast genau dieselben Farbentöne, in der Zeichnung aber unterscheidet er sich dadurch, dass der schwarze Fleck in Zelle 2 der Vorderflügel kleiner und näher der Flügelwurzel steht, die Flecke in Zelle 3 und 4 aber ganz fehlen. Noch andere kleinere Unterschiede der Zeichnung finden sich vor, auch die Form der Flügel ist etwas weniger scharf geeckt, kurz in einer ganzen Reihe constanter Charaktere unterscheidet sich diese so überaus ähnliche Art von *urticae*.

Keine dieser Veränderungen lässt sich mit irgend welcher Wahrscheinlichkeit auf natürliche Züchtung zurückführen; auch das wesentlichste Unterscheidungsmerkmal, das Fehlen der schwarzen Flecken in Zelle 3 und 4 der Vorderflügel, könnte wohl in keiner Weise der Art von Nutzen gewesen sein, da weder *Mimicry* noch schützende Totalfärbung hier in Betracht kommen können. Die beiden Geschlechter sind bei *V. ichnusa* wie bei *V. urticae* vollständig gleich in Zeichnung und Färbung und es gibt kein Insekt irgend welcher Ordnung auf Corsica und Sardinien, dem *ichnusa* ähnelte und dessen schützende Gestalt sie streben könnte anzunehmen.

Auf der andern Seite hat es wohl nichts Unwahrscheinliches, wenn wir annehmen, dass in der Variationsperiode der Beiden gemeinsamen Stammart — die ja jedenfalls dagewesen sein muss — die schwarzen Flecken auf den Flügeln variabel waren, bald gross, bald klein waren, bald auch ganz fehlten. Bezeichnen wir nun diese drei hypothetischen Variationen mit *a*, *b* und *c* und nehmen an, dass *c* in überwiegender Menge in Corsica-Sardinien eingewandert sei, so wird die Feststellung einer Art, welche dieser zwei schwarzen Flecke entbehrt, sehr wohl sich begreifen lassen[1].

---

1) Handelte es sich um ein rein mathematisches Rechenexempel, so würden

Es wurde bereits jener Schmetterlingsarten gedacht, welche zugleich die Alpen und den hohen Norden bewohnen und sich seit der Periode ihrer Trennung, der Eiszeit, völlig constant in Farbe und Zeichnung erhalten haben.

Es gibt aber noch zahlreichere Arten, bei welchen im Verlauf dieser Trennungszeit kleine constante Abweichungen eingetreten sind, so dass der Entomologe jetzt die einen als polare Varietät von der alpinen Stammform unterscheidet.

Die Entstehung aller dieser sog. Polarformen kann man sich, wie mir scheint, ebenfalls durch *Amixie* in der Variationsperiode der Stammart erklären.

Dahin gehören z. B. mehrere *Lycaeniden*, so *Lycaena Orbitulus Prun.*[1]), welche in bedeutender Höhe auf unsern Alpen lebt und als Varietät *Wosnesenskii* im nördlichen Sibirien sich findet und *Lycaena Optilete* ebenfalls den Alpen angehörig mit der nordischen, aus Lappland bekannten Varietät *Cyparissus* und noch manche Andere; dahin *Argynnis Thore*, welche die Alpen und die zunächst angrenzenden Länder bewohnt und im Norden (Lappland, Sibirien)

---

die schwarzen Flecke niemals vollständig verschwinden können, wenn auch nur ein einziger von vielen Gründern der Colonie dieselben besessen hätte; sie würden, wenn auch in millionenfacher Verkleinerung, bei jedem Individuum vorhanden sein müssen. Es kommen aber hier die Gesetze der Vererbung in Betracht, welche nur ausnahmsweise die Charaktere der Aeltern einfach halbirt auf die Kinder übertragen, meistens aber den einen oder den andern Charakter, diesen aber ganz übertragen. So können sehr wohl seltnere Charaktere allmälig verloren gehen, wenn sie auch durch Atavismus gelegentlich wieder auftauchen können.

In letzterer Beziehung ist die Thatsache von Interesse, dass nicht gar selten Exemplare von *V. ichnusa* vorkommen, welche eine Andeutung der sonst vollständig fehlenden Flecken besitzen. In der hiesigen Sammlung befindet sich ein Exemplar, bei welchem der Fleck in Zelle 3 zu fehlen scheint; bei genauer Prüfung aber bemerkt man einen sehr feinen schwarzen Punkt, um welchen in schattenhafter Andeutung die Figur des Fleckens sich erkennen lässt, hergestellt durch einzelne zwischen den rothen Flügelschuppen zerstreut stehende schwarze Schuppen.

[1]) Diese und die folgenden Angaben über die Verbreitung von Lokalvarietäten stützen sich auf die Angaben STAUDINGER's in dessen Katalog der *Lepidopt.* des europäischen Faunengebietes.

durch die Varietät *borealis* vertreten wird. Auch von der Gattung *Erebia* liessen sich solche Beispiele anführen und in allen diesen Fällen sind die Abweichungen rein morphologischer Natur, beziehen sich vorzugsweise auf die obere Fläche der Flügel und gehören nicht in die Kategorie der schützenden Färbungen (*Mimicry* und dunklere Färbung der Weibchen).

Ein Umstand muss noch angeführt werden, der offenbar diese Ansicht von der Entstehung solcher vikarirender Arten oder Varietäten stützt. Die Alpenschmetterlinge nämlich, welche mit ihren nordischen Artgenossen vollständig übereinstimmen, zeigen auch sonst keine oder wenige Lokalvarietäten, während die meisten der Arten, welche seit der Eiszeit etwas von einander abgewichen sind, mehrere andere Lokalvarietäten aufweisen.

So findet sich von der oben erwähnten *Lycaena Orbitulus Prun.* eine *var. Pyrenaica* auf den Höhen der Pyrenäen, eine *var. Aquilo* in Labrador und eine *var. Dardanus* in Kleinasien.

Es gehören hierher auch jene in unsern Breiten rein alpinen Falter, welche zwar nicht im hohen Norden vorkommen (oder dort noch nicht aufgefunden wurden), welche aber ausser den Alpen noch andre Hochgebirge bewohnen. Auch sie werden während der Eiszeit in unsern Breiten die Ebene und Hügelregion bewohnt und sich erst mit dem Aufhören der Kälte allmälig in höhere Regionen zurückgezogen und so isolirt haben. Auch bei diesen Arten zeigt sich dieselbe Erscheinung; wenn sie auf zwei isolirten Gebirgen von einander abweichen, so erscheinen sie auch auf einer dritten und vierten isolirten Station als besondere Lokalformen.

So *Erebia Tyndarus Esp.*, ein reiner Hochgebirgsfalter, der in ungeheurer Individuenzahl auf der ganzen Alpenkette und den mit ihr in Zusammenhang stehenden Gebirgen Frankreichs und Italiens, auch Ungarns fliegt. Die Varietät *Dromus H. S.* findet sich auf den Pyrenäen, die Varietät *Hispanica* auf der Sierra Nevada und

die Varietät *Ottomana*[1]) auf den Gebirgen Griechenlands, Bithyniens und Armeniens. Dass diese verschiednen Hochgebirge als isolirte Stationen anzusehen sind, wird wohl von Niemand bestritten werden, da diese Gebirgsfalter nur schwaches Flugvermögen besitzen und auch durch heftige Winde schwerlich je lebend und fortpflanzungsfähig von den Pyrenäen nach den Alpen getragen werden können. Geschähe dies aber nur selbst hier und da, so würde es doch in Bezug auf Kreuzung nicht den geringsten Einfluss ausüben, wie weiter unten gezeigt werden soll.

Bei Faltern der Ebene und des Mittelgebirges liegt die Thatsache völliger Isolirung nicht immer so klar vor, dass ich sie hier schon als Beispiele wählen möchte, doch dürfte *Satyrus Semele* anzuführen sein, der eine grosse Verbreitung in Europa besitzt und auf zwei Inseln des Mittelmeeres in Form einer Varietät vorkommt, auf Corsica-Sardinien als *var. Aristaeus* und auf der Insel Cypern und — wahrscheinlich sekundär — in dem benachbarten Lydien als *var. Mersina*[2]).

Man könnte nun meiner Erklärung solcher rein morphologischer Abweichungen durch *Amixie* in der Variationsperiode entgegen halten, dass Fälle vorkommen, in welchen eine Art auf sehr entfernten völlig isolirten Stationen konstant blieb, während sie auf andern abänderte.

Solche Fälle gibt es, und sie werden sogar, wie ich *a priori* schliessen möchte, gar nicht selten sein. Ihre Erklärung stösst indessen auf keine Schwierigkeiten, da die Besetzung der verschiednen Isolirungsstationen zu sehr verschiedner Zeit stattgefunden haben kann, also theils in die Constanz-, theils in die Variationsperiode der Art gefallen sein kann.

So möchte es sich vielleicht erklären, dass auf der Insel-

---

1) Siehe: STAUDINGER, Katalog der *Lepidopteren* des europäischen Faunengebiets. Dresden 1871.

2) Auch *Aristaeus* ist nicht mehr auf das muthmassliche Entstehungsgebiet beschränkt; er kommt auch auf Capri und Sicilien vor, aber vermischt mit der Stammart (ZELLER in Isis, 1847, S. 132).

gruppe Sardinien-Corsica neben *Papilio Hospiton* auch *Papilio Machaon* vorkommt und zwar, wie ich aus eigner Erfahrung weiss, in grosser Häufigkeit. *Hospiton*, eine nur auf diesen Inseln vorkommende Art unterscheidet sich nur wenig von *Machaon*, er ist kleiner, die Schwänze der Hinterflügel sind kürzer, während Farbe und Zeichnung ziemlich dieselben sind, aber die Erklärung von WALLACE[1]), welcher diese Abweichungen dem direkten Einflusse »des Klima's und anderer physischer Ursachen« zuschreibt, wird wohl sehr zweifelhaft, sobald man weiss, dass auch die unveränderte Form des *P. Machaon* auf den Inseln lebt.

Eine erste Einwanderung der Stammart zur Zeit ihrer Variabilitätsperiode und eine zweite Einwanderung des zur Constanz gelangten *Pap. Machaon* zu einer Zeit, als auch *Pap. Hospiton* bereits constant geworden war, gehört wohl nicht zu den Unmöglichkeiten und würde die Thatsache der Nebeneinanderlebens beider Arten gut erklären.

So sehen wir also, dass neue, rein morphologische Charaktere unter gewissen Umständen und innerhalb eines ziemlich kleinen Spielraums blos durch die Wirkung der Isolirung fixirt werden können.

Offenbar gilt dies nicht nur für die Gruppe der Schmetterlinge, sondern für die gesammte Thierwelt, ja für die ganze organische Welt, soweit geschlechtliche Fortpflanzung reicht. Ueberall, wo rein morphologische Merkmale vorkommen, können sie auf diese Weise fixirt werden und man darf wohl annehmen, dass bei Pflanzen, deren biologisch indifferente Charaktere leichter nachweisbar, vielleicht auch überhaupt häufiger sind, als bei Thieren, es weit leichter sein wird, zahlreiche Beispiele für diesen Modus der Artbildung beizubringen. Indessen möchte ich auch bei Thieren eine sehr ausgedehnte Wirkung der *Amixie* annehmen und zwar deshalb, weil ich glaube, dass indifferente Charaktere auch bei ihnen ungemein häufig sind, weit häufiger, als man in neuerer Zeit gewöhn-

---

1) WALLACE, Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. S. 203.

lich annimmt, wo das Bestreben, die früher ungeahnte Bedeutung des Nützlichkeitsprincips ins volle Licht zu stellen, die Existenz morphologischer Charaktere etwas ins Dunkel rücken liess. Die Grösse des Wirkungskreises der *Amixie* wird davon abhängen, eine wie grosse Rolle rein morphologische Charaktere bei den Thierarten spielen.

Damit soll keineswegs gesagt sein, dass jeder solcher Charakter auf *Amixie* bezogen werden müsse; es gibt noch andere Momente, welche im Stande sind, morphologische Charaktere zu modificiren und zu neuen umzubilden und es muss der Versuch gewagt werden, ihre Wirkungen vor denen der *Amixie* zu trennen. Nur auf diese Weise kann es gelingen, eine einigermassen richtige Vorstellung von der Wirkungssphäre der *Amixie* zu bekommen. Es muss sich dabei zugleich zeigen, in wie weit die oben angeführten Beispiele mit Recht als Wirkungen der *Amixie* betrachtet werden dürfen, wie weit es möglich ist, andere abändernde Momente auszuschliessen.

Solcher Momente kennen wir mehrere.

Zuerst können äussere physikalische Lebensbedingungen direkt abändernd einwirken. So wenig Sicheres darüber auch noch bekannt ist, so unterliegt doch die Thatsache selbst keinem Zweifel. Allgemeines lässt sich hier in Folge unserer mangelhaften Einsicht wenig mehr sagen, als dass solche direkte Einwirkungen äusserer Lebensbedingungen wohl nur von geringer Tragweite sind. Mit Beziehung auf die oben angeführten Beispiele von *Amixie* aber darf behauptet werden, dass dieser Modus der Abänderung bei ihnen nicht in Betracht kommt. Denn wenn es auch nicht unwahrscheinlich ist, dass die Totalfärbung der Tagfalter zuweilen auf diese Weise modificirt wird, so handelt es sich doch in den angeführten Beispielen zugleich um Veränderungen der Zeichnung und es ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass diese jemals direkt durch physikalische Lebensbedingungen sollte beeinflusst werden können.

Morphologische Charaktere können auch durch Correlation

abändern. Von diesem Momente kann indessen hier vollständig abgesehen werden, da korrelative oder — wie man sie auch nennen könnte — sekundäre Abänderungen eine sie hervorrufende, primäre voraussetzen; eine solche fehlt aber nicht nur in den angeführten Beispielen, sondern musste principiell ausgeschlossen werden, da die Abänderung morphologischer Charaktere, wenn sie nicht selbstständig, sondern nur als Begleitung anderer Abänderungen von physiologischer Bedeutung auftritt, niemals mit irgend welcher Sicherheit auf die Wirkung der *Amixie* bezogen werden kann.

So bleibt nur noch der Process der geschlechtlichen Zuchtwahl übrig. Es wurde bereits gezeigt, dass derselbe im Stande ist, alle Theile der Schmetterlingsflügel in Farbe und Zeichnung zu verändern und es fragt sich somit, ob nicht auf Rechnung der *Amixie* gesetzt wurde, was der geschlechtlichen Zuchtwahl zukommt.

Dürfte man die Wirkung der geschlechtlichen Zuchtwahl auf die Hervorrufung der sekundären Geschlechtsunterschiede beschränkt glauben, so würden wenigstens alle sexuell-monomorphen Lokalvarietäten auf die Wirkung der *Amixie* zurückgeführt werden dürfen.

Nun sucht aber Darwin nachzuweisen, dass Charaktere, welche durch geschlechtliche Zuchtwahl ursprünglich nur bei dem einen, dem gewählten Geschlecht auftraten, sekundär durch gleichmässige Vererbung auf beide Geschlechter übertragen werden können, ja er sucht grade durch diese Annahme die auffallenden Färbungen der Schmetterlinge zu erklären. Es liegt mir fern, hier in Kürze über eine Annahme von so grosser Tragweite abzuurtheilen, sei es positiv oder negativ; es würde dies einer besondern Abhandlung werth sein. Nehmen wir aber einmal ihre Richtigkeit an, so würde man auch bei sexuell monomorphen Arten zweifelhaft sein müssen, ob die betreffenden Abänderungen der Isolirung oder der sexuellen Züchtung zugeschrieben werden müssen. So z. B. bei der sardischen *Vanessa ichnusa*.

Dagegen liesse sich einwenden, dass — wie oben auseinander gesetzt wurde — geschlechtliche Züchtung von zwei Faktoren abhängt,

welche beide innerhalb der physischen Natur der Art liegen, sich also gleich bleiben müssen, wo immer auch die Art leben mag. Man könnte glauben, dass geschlechtliche Zuchtwahl nie zu einer differenten Entwicklung zweier separirter Colonien derselben Art führen könne, da ja in Beiden die Faktoren der geschlechtlichen Züchtung: die Variationsrichtung des einen und die Geschmacksrichtung des andern Geschlechtes genau gleich sein und also auch — wenn überhaupt eine Abänderung eintritt — die gleiche Abänderung hervorrufen müssten.

Im Allgemeinen kann man diesem Raisonnement zustimmen, aber es sind Fälle nicht nur denkbar, sondern auch nachweisbar, wo dennoch die eine separirte Colonie sich durch geschlechtliche Züchtung anders entwickelte als die andere. Ich rechne hierher den weiter unten näher zu besprechenden Fall des *Papilio Turnus*, dessen zweierlei Weibchen auf getrennte Lokalitäten beschränkt sind und jene Fälle, in denen lokal getrennt lebende Arten sich lediglich dadurch unterscheiden, dass die eine Art sexuell monomorph, die andere dimorph ist. Solche Fälle scheinen sehr selten zu sein; die Gattung *Pararga* aus der Familie der *Satyriden* bietet einen solchen. *Pararga Meone O.* im südlichen Europa zeigt keinerlei Verschiedenheit in Grösse, Färbung und Zeichnung der beiden Geschlechter, während bei *Pararga Xiphia F.* auf Madeira das Weib bedeutend grösser ist, als der Mann und sich von ihm in Zeichnung, wie Färbung wesentlich, wenn auch nur in rein morphologischen Charakteren unterscheidet; der Mann aber gleicht so genau dem Manne von *Meone*, dass Boisduval die Art als Varietät zu *Meone* stellte.

Aus solchen Fällen geht hervor, dass unter Umständen mindestens einer der beiden Faktoren der geschlechtlichen Züchtung sich auf dem einen Wohngebiet anders verhalten kann, als auf dem andern. Wahrscheinlich ändert sich nicht die Geschmacksrichtung des wählenden Geschlechtes, sondern es tritt aus uns unbekannten innern Ursachen eine Variation bei dem auszuwählenden Geschlecht auf, welche auf dem andern Wohngebiete fehlt.

Dass diess aber selten geschieht, dass in der ungeheuren Mehrzahl von Fällen die gegebenen Variationen auf allen Wohngebieten einer Art dieselben sind, beweist eben die grosse Seltenheit solcher Fälle, wie die eben angeführten, das berechtigt uns auch die Thätigkeit der geschlechtlichen Zuchtwahl in Bezug auf die Hervorbringung von Lokalvarietäten und vikarirenden Arten im Allgemeinen als eine beschränkte anzusehen. Wäre der Fall irgendwie häufig, dass auf dem einen Wohngebiete andre Variationen auftreten, als auf dem andern, so müssten sie auch häufig Gegenstand der geschlechtlichen Zuchtwahl geworden sein und wir müssten dann erwarten, dass Arten mit grosser Verbreitung, aber sporadischen (d. h. wie später gezeigt werden soll: isolirten) Wohnplätzen sich in eine grosse Zahl von Lokalvarietäten gespalten hätten. Wir finden aber solche Arten oft vollkommen gleich bis auf die geringsten Unterschiede der Zeichnung herab, geschweige dass die sexuell monomorphe Art irgendwo als dimorphe aufträte.

Kaum häufiger als dimorphe Lokalvarietäten einer monomorphen Stammart kommen Lokalvarietäten nur des einen Geschlechtes bei sexuell dimorphen Arten vor. So bei *Polyommatus Virgaureae L.*, dessen Varietät *Zermattensis* sich nur auf das Weibchen bezieht, so auch bei *Lycaena Corydon*, dessen den Pyrenäen eigenthümliche Varietät *Syngrapha* ebenfalls nur das weibliche Geschlecht betrifft.

Doch kann in diesen Fällen die Abweichung nicht mit voller Sicherheit als Folge der geschlechtlichen Züchtung betrachtet werden; sie könnte auch durch Isolirung entstanden sein und zwar deshalb, weil es sehr wohl denkbar ist, dass das eine Geschlecht einer sexuell dimorphen Art zu einer andern Zeit variabel wird, als das andere. Ist dies aber der Fall, so muss das variable (in der Variationsperiode befindliche) Geschlecht, wenn es auf eine isolirte Station geräth, bei späterer Erlangung der Constanz eine Lokalvarietät darstellen, während das andere in seiner Constanzperiode isolirte Geschlecht seine ursprünglichen Charaktere unverändert beibehält.

Doch könnte an eine derartige Entstehungsweise wohl nur bei sehr geringfügigen Abänderungen gedacht werden, nicht aber bei solchen, die einen völlig neuen Charakter bei dem einen Geschlecht einführen. Einen solchen Fall sehe ich in dem Verhalten zweier europäischer Arten, welche nach meiner Ansicht richtiger als eine Art betrachtet werden mit lokalem Polymorphismus des einen Geschlechtes. Bei einem unserer gemeinsten Schmetterlinge, dem Citronenfalter, *Rhodocera Rhamni* besitzt das Weib eine gelblich-weisse, der Mann eine schwefelgelbe Färbung, die Art ist also sexuell dimorph; im ganzen Süden von Europa ist dieselbe vertreten durch *Rhodocera Cleopatra*, deren Weib vollständig [1]) dem Weibe von *Rh. Rhamni* gleicht, während der Mann sich sehr auffallend durch einen grossen orangefarbenen Fleck auf den Vorderflügeln von seinem nordischen Verwandten unterscheidet.

Hier kann die Verschiedenheit der beiden männlichen Formen wohl schwerlich auf *Amixie* zurückgeführt werden, dagegen scheint die Entstehung der südlichen Form durch geschlechtliche Züchtung sehr wahrscheinlich und ich bin geneigt, in diesem Falle ein Analogon des weiter unten zu besprechenden Verhaltens von *Papilio Turnus* zu sehen [2]).

Wenn nun auch die grosse Mehrzahl von Lokalvarietäten der *Amixie* und nicht der geschlechtlichen Zuchtwahl ihre Entstehung verdankt, so ist doch nicht zu übersehen, dass beide in gleicher Richtung wirkende Momente auch zusammenwirken können. Veränderungen, welche durch Isolirung hervorgerufen wurden, können Gegenstand der geschlechtlichen

1) Der »schwach rothgelbe Wisch unten an der Wurzel der Vorderflügel«, welcher nach Einigen einen Unterschied bilden soll, findet sich auch bei *Rh. Rhamni*.

2) Dafür spricht auch, dass, wie mir der verdienstvolle Entomologe Herr Dr. Staudinger schreibt, an vielen Orten beide Arten zusammen fliegen, so bei Granada, in Griechenland und Kleinasien. Der Versuch wäre zu machen, ob nicht an solchen Orten beide Männerformen gelegentlich aus ein und derselben Brut hervorgehen.

Züchtung werden und dadurch eine weit höhere Entwicklung erlangen.

Man könnte gegen ein solches Zusammenwirken geltend machen, dass nach meiner eignen Annahme auf dem primären und dem sekundären Wohngebiet zur Zeit der Einwanderung auf Letzterem der Qualität nach die gleichen Variationen vorhanden waren und blos das Zahlenverhältniss derselben an beiden Orten verschieden war. Man könnte daraus folgern, dass wenn überhaupt eine unter diesen Variationen Gegenstand der geschlechtlichen Zuchtwahl hätte werden können, dies auf beiden Wohnplätzen hätte geschehen müssen, folglich das Resultat auch auf beiden hätte das nämliche sein müssen — oder mit andern Worten, man könnte folgern, dass durch die Einmischung der geschlechtlichen Züchtung die Ungleichheit der konstanten Form, welche die *Amixie* allein hervorgebracht haben würde, ausgeglichen und dieselbe Constanzform am primären, wie am sekundären Wohnplatz erzielt werde.

An und für sich ist es richtig, dass eine Variation, wenn sie auch nur in einem oder wenigen Individuen zuerst auftritt, zur herrschenden Form werden kann, wenn sich ihrer die geschlechtliche Züchtung bemächtigt. Dafür spricht z. B. das Verhalten des *Papilio Turnus* ganz entschieden. Allein daraus folgt nicht, dass es völlig gleichgültig für den Erfolg dieses Processes ist, ob er seinen Anfang an wenigen oder an sehr vielen Individuen nimmt. Die Geschmacksrichtung des wählenden Geschlechtes darf man sich auch sicherlich nicht als einen unbeweglichen Faktor vorstellen, sondern im Gegentheil als einen sehr biegsamen. Im Ganzen wird sich die geschlechtliche Züchtung, wie dies von Darwin selbst auch betont wurde, auf extreme Charaktere werfen und es scheint deshalb sehr wohl denkbar, dass auf dem primären Wohnplatz grade die entgegengesetzten Charaktere Gegenstand geschlechtlicher Züchtung wurden, als auf dem sekundären, nicht deshalb weil sich die Geschmacksrichtung geändert hätte, sondern weil sich dem wählenden Geschlechte hier das eine, dort das andre Extrem in überwiegender Häufigkeit darbot.

So kann Isolirung in der Variationsperiode leichte Veränderungen hervorrufen, welche sodann zum Objekt der geschlechtlichen Züchtung werden und auf diese Weise bis zur äussersten, erreichbaren Grenze gesteigert werden.

Ich suchte oben zu zeigen, dass die Veränderungen, welche durch *Amixie* in der Variationsperiode entstehen, niemals grösser sein können, als die grössten Unterschiede zwischen den Variationen der Stammart. Nun gibt es allerdings keinen Massstab für die grösste Höhe der Unterschiede, welche eine variable Art aufweisen kann und es ist deshalb bei stärker abweichenden Lokalvarietäten nicht zu entscheiden, ob sie noch durch Isolirung allein entstanden sein können oder nicht. Aber auch in solchen Fällen, wo die Unterschiede nicht grösser sind, als sie gewöhnlich innerhalb einer variabeln Art vorkommen, lässt sich doch nicht jeder Antheil der geschlechtlichen Züchtung an ihrer Entstehung ausschliessen. So z. B. bei den Amerika angehörigen vikarirenden Arten der *Vanessa cardui*. Die Vermuthung, dass hier geschlechtliche Züchtung mit im Spiele ist, darf um so weniger zurückgewiesen werden, als die Unterschiede sich unter Anderm grade auf solche Charaktere beziehen, von welchen wir annehmen dürfen, dass sie leicht Gegenstand der geschlechtlichen Züchtung werden, nämlich auf die Augenflecken; bei der einen Art sind nur zwei Augenflecke entwickelt, diese aber auf der untern und obern Flügelfläche, bei einer andern Art finden sich deren vier, aber nur auf der Oberseite, während bei einer dritten vier Augen auf beiden Flächen scharf ausgeprägt sind u. s. w. Auf der andern Seite darf auch nicht vergessen werden, dass von *V. cardui* Varietäten in einzelnen Exemplaren bekannt sind, welche viel weiter von ihr abweichen, als irgend eine der vikarirenden Arten[1].

Da beide Faktoren, Isolirung und geschlechtliche Züchtung in gleicher Richtung wirken, so wird es im einzelnen Falle nur

---

1) Siehe z. B. in HERRICH-SCHÄFFER'S »Schmetterlinge von Europa«, die auf Taf. 35 abgebildete Varietät 157 und 158.

dann möglich sein, die Abänderung auf einen von ihnen allein zurückzuführen, wenn der andre auf irgend einem Wege ausgeschlossen werden kann, wenn z. B. nachgewiesen werden könnte, dass weder jetzt noch früher eine Isolirung stattgefunden hat. Sobald dies nicht möglich ist, lässt sich der Abänderung so wenig ansehen, ob sie beiden oder nur dem einen Faktor ihre Entstehung verdankt, als sich einem Schiffe ansehen lässt, ob es allein durch seine Dampfkraft, oder auch mit Hülfe seiner Segel den Hafen erreicht hat.

Auf die Entscheidung des einzelnen Falles, so interessant sie wäre, kommt indessen weniger an, als auf das Princip im Allgemeinen und hier glaube ich, dürfte als feststehend angenommen werden, dass Lokalformen, welche sich von der nächstverwandten Form nur durch morphologische Charaktere unterscheiden, durch *Amixie* in ihrer Variationsperiode entstehen können und wahrscheinlich in der grossen Mehrzahl der Fälle entstanden sind. Vermuthen aber lässt sich noch weiter, dass nicht selten die stärkere Kraft der geschlechtlichen Züchtung den Anstoss benutzen wird, den die schwächere der *Amixie* gegeben hat, um die von dieser hervorgerufenen kleinen Unterschiede zu stärkerer Entwicklung zu bringen.

Wollte aber Jemand die Frage aufwerfen nach der absoluten Grösse der Abänderungen, welche durch *Amixie* fixirt werden können, so ist darauf zu antworten, dass die grösste Höhe der Abänderungen durch die Unterschiede gegeben wird, welche die am weitesten von einander abweichenden Variationen einer variabeln Art trennen. Unter den Schmetterlingen würden etwa *Saturnia Yamamai*, *Euprepia Caja* und *Plantaginis* Beispiele bedeutender Variabilität abgeben.

Es leuchtet aber ein, dass von der grössten Höhe der Unterschiede alle Abstufungen bis zu den allergeringsten, für unser Auge grade noch wahrnehmbaren durch *Amixie* lokal fixirt werden können.

Einmal nämlich werden die Schwankungen in der Form, welche die Variationsperiode mit sich bringt, bei verschiedenen Arten von

verschiedner Weite sein, dann aber wird auch die Isolirung nicht immer in die Acme der Variationsperiode fallen, sondern auch dann erst eintreten können, wenn dieselbe schon beinahe vorüber und die neue Constanzform zwar noch nicht vollständig, aber doch nahezu erreicht ist.

So wird es durch diese theoretische Betrachtung wahrscheinlich, dass Lokalvarietäten existiren, welche sich von einander nur durch so geringfügige Merkmale unterscheiden, dass der Systematiker sie unbeachtet lassen wird.

Ich habe oben einige Beispiele angeführt, welche zeigten, dass isolirte Colonien den Artgenossen des übrigen Verbreitungsgebietes vollständig gleich sein können. Es gibt aber, wie ich finde, auch Fälle, welche grade das eben erschlossene Verhalten illustriren, Fälle, in welchen die Colonisten irgend ein kleinstes, ganz unmerkbares Lokalzeichen besitzen, dessen Entstehung sich sehr gut auf die oben angegebene Weise erklärt.

So besitzen alle Exemplare von *Papilio Machaon*, welche ich aus verschiednen Gegenden Italiens besitze, auf der Unterseite der Hinterflügel in Zelle 5 und 7 rostrothe Flecken, welche bei den deutschen Exemplaren fehlen; so lassen sich alle italienischen Exemplare von *Lycaena Corydon O.* an der auffallend bedeutenderen Grösse der schwarzen Flecke auf der Unterseite besonders der Hinterflügel erkennen, und bei *Callimorpha Hera L.* finde ich bei allen südeuropäischen Exemplaren einen kleinen schwarzen Fleck auf der Unterseite der Vorderflügel, den die deutschen Exemplare nicht besitzen [1].

Aehnliche Fälle liessen sich gewiss in grosser Zahl auffinden. Man würde aber sehr irren, wollte man annehmen, dass alle, oder auch nur die grösste Zahl der Arten, wenn sie isolirte Wohnsitze einnehmen, derartige Lokalzeichen an sich trügen. Bei einer ganzen

1) Die Beispiele von *Pap. Machaon* und *Callim. Hera* gebe ich unter Vorbehalt, da die Anzahl der mir zu Gebote stehenden Exemplare nicht gross genug ist, um zu einem völlig sichern Schluss zu berechtigen. Ich hoffe bei späterer Gelegenheit wieder auf diesen Punkt zurückkommen zu können.

Reihe von Schmetterlingsarten habe ich mich vergeblich bemüht, irgend eine noch so geringe Verschiedenheit zu entdecken. So stimmen z. B. die italienischen und sardischen Exemplare der *Lycaena Alexis O.*, eines nahen Verwandten der *Lycaena Corydon O.* so vollständig mit deutschen Exemplaren der Ebene und der alpinen Region in Färbung und jeder Einzelheit der Zeichnung (Grösse und Stellung der Flecken auf der Unterseite), dass eine Unterscheidung der italienischen und deutschen Exemplare unmöglich ist und dasselbe ist der Fall bei einem nahen Verwandten des *Papilio Machaon*, dem *Pap. Podalirius*.

Soweit ich bis jetzt urtheilen kann, entbehrt die grosse Mehrzahl der Arten die Lokalzeichen und dies stimmt wiederum sehr wohl mit der Entstehung derselben durch *Amixie*. Da die Variationsperioden meist erheblich kürzer sind, als die Constanzperioden, so müssen auch die meisten Ansiedelungen einer Art in die Letztere und nur relativ wenige in die Erstere fallen.

Einfluss der Isolirung durch Versetzung in veränderte Lebensbedingungen.

Im vorigen Abschnitt wurde zu zeigen versucht, dass unter gewissen Verhältnissen die blosse Isolirung an und für sich schon genüge, um Abänderungen hervorzubringen und es wurde dabei vollständige Gleichheit der Lebensverhältnisse auf dem ursprünglichen und dem Einwanderungsgebiet vorausgesetzt.

Es ist jedoch klar, dass in sehr vielen Fällen eine solche vollständige Gleichheit nicht stattfinden wird.

Es handelt sich nun darum, festzustellen, in wie weit Isolirung neue Lebensbedingungen mit sich bringen kann oder vielleicht auch muss, sowie darum, in wie weit Veränderung der Lebensbedingungen leichter auf isolirtem, als auf nicht isolirtem Gebiete zu Abänderungen führt.

Ich beginne mit der Untersuchung der Frage, ob ein jedes isolirte Gebiet der neu einwandernden Art nothwendigerweise veränderte Lebensbedingungen (den Ausdruck im weitesten Sinn genommen) entgegenbringen muss. Insofern, als die einwandernde Art selbst auf dem neuen Gebiete noch fehlt, muss zugegeben werden, dass in der That in Bezug auf den einen Punkt der Concurrenz mit den eignen Artgenossen die Lebensbedingungen für die einwandernde Art zur Zeit ihrer Einwanderung andere sind, als auf ihrem primären Wohngebiete.

Man könnte geneigt sein, diesem Umstande grosse Bedeutung beizumessen, wie dies z. B. von M. WAGNER wirklich geschehen ist, indem er weittragende Schlüsse daraus zieht, allein ich glaube zeigen zu können, dass diese im Beginn der Einwanderung herabgesetzte oder ganz mangelnde Concurrenz mit den eignen Artgenossen schwerlich jemals eine Abänderung hervorrufen wird und zwar deshalb, weil sie zu kurz dauert.

Ohnehin könnte der Mangel der Concurrenz im besten Fall nur negative Folgen haben, es könnten nützliche Eigenschaften, die in langem Kampfe ums Dasein errungen wurden, wieder verloren gehen, allein es ist schon oft von verschiednen Schriftstellern gezeigt und mit thatsächlichen Beispielen belegt worden, wie ausserordentlich rasch die Vermehrung auch einer sehr wenig fruchtbaren Art vor sich geht, wenn sie auf ein von ihr noch unbesetztes Gebiet einwandert. Wenn sie überhaupt im Stande ist, sich dort festzusetzen, d. h. wenn die Bedingungen für ihr Gedeihen vorhanden sind, so nimmt sie in verhältnissmässig sehr kurzer Zeit das ganze neue Gebiet ein bis zu vollständiger Ausnutzung des Raums und der Nahrung oder, wie WALLACE[1]) es ausdrückt: »in sehr wenigen Jahren nach der Entstehung« (hier also Einwanderung) »einer Art muss die Bevölkerungszahl ihre Grenzen erreicht haben und stationär geworden sein. Wir wissen nun aber aus der Ent-

1) WALLACE, Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. S. 42.

wicklungsgeschichte der Steinheimer *Planorbis*-Arten, dass die Variationsperioden, d. h. die Zeiträume, in welchen die Umbildung der Art geschah, zwar meist kürzer sind als die Constanzperioden, aber doch viele Hunderte und oft viele Tausende von Generationen in sich schliessen. Sie nehmen demnach einen Zeitraum in Anspruch, von dem ein kleiner Bruchtheil schon genügt, um das neue Gebiet mit den Einwanderern zu bevölkern, wie ich dies schon im ersten Abschnitt dieser Abhandlung bei Gelegenheit der Steinheimer Schnecken zu zeigen versuchte.

Somit darf ausgesprochen werden, dass die Ausbreitung der Art auf dem neuen Gebiet viel rascher vor sich geht, als der etwaige Verlust von Artcharakteren durch den Mangel der Concurrenz mit den eignen Artgenossen. In dem Masse aber, als die Art sich ausbreitet, d. h. ihre Individuenzahl vermehrt, nimmt auch die nur im ersten Anfang der Colonisirung gänzlich mangelnde Binnen-Concurrenz wieder zu. Das Fehlen der einwandernden Art auf dem isolirten Gebiete zur Zeit der Einwanderung bildet sonach keinen Faktor der Art-Umbildung.

Da dies zugleich der einzige Faktor ist, der immer und nothwendigerweise auf dem neuen Gebiete verändert sein muss, so können demnach isolirte Gebiete gedacht werden, welche durch die äussern Lebensbedingungen, welche sie darbieten, durchaus keinen Anstoss zu Abänderungen geben. Denn sowohl die physikalischen Verhältnisse, als Klima, Nahrung, Bodenverhältnisse, wie auch die organische Bevölkerung können die gleiche sein, wie auf dem primären Wohngebiete. Die Annahme isolirter Gebiete mit völlig unveränderten äussern Lebensbedingungen, wie sie im vorigen Abschnitte gemacht wurde, erscheint sonach vollständig gerechtfertigt.

In Bezug auf Veränderung der Lebensbedingungen macht es einen bedeutenden Unterschied, ob die Isolirung nur für eine einzelne Art, oder für die Mehrzahl der thierischen oder vielleicht der organischen Bevölkerung überhaupt vorhanden ist. Im ersteren Fall

werden die äussern Lebensbedingungen sehr häufig dieselben sein, wie an andern Wohnplätzen der betreffenden Art.

Wohngebiete, welche nur für eine oder wenige Arten als isolirt betrachtet werden können, gibt es zweifellos und sogar sehr häufig. Ich erinnere nur an die oben besprochene sporadische Verbreitungsweise vieler Arten, z. B. diejenige der Süsswasser-*Branchiopoden*. Hier sind die einzelnen über einen weiten Flächenraum zerstreuten Wohnplätze für die betreffende Art von *Apus* oder *Branchipus* völlig isolirt, während viele andre Süsswasserthiere, welche bessere Mittel zu aktiver oder passiver Wanderung besitzen, in denselben Tümpeln und Wassergräben nichts weniger als isolirt leben.

Auf Gebieten dagegen, welche für die meisten ihrer Bewohner als isolirende gelten müssen — man könnte sie als »Insulargebiete« von den »isolirten Stationen« unterscheiden — werden fast immer den neuen Einwanderer neue Lebensbedingungen empfangen.

Ueber die physikalischen Lebensbedingungen kann ich kurz hinweggehen, da deren Veränderung in keiner Weise durch die Isolirung des Gebietes bedingt wird. Selbst die so eigenthümlichen klimatischen Eigenthümlichkeiten oceanischer Inseln können auch auf nicht isolirten Gebieten sich vorfinden, wie auf Halbinseln etc.

Dagegen aber wird auf solchen allgemein isolirenden Gebieten (Insular-Gebieten), wie es oceanische Inseln für Landthiere, Binnenseen für Wasserthiere sind, stets die Zusammensetzung der lebenden Bevölkerung, der Thier- und Pflanzenwelt eine sehr eigenthümliche sein, und in dieser Hinsicht wird jede dort weiterhin noch eindringende Art in andere Lebensbedingungen versetzt, als sie bis dahin gewohnt war, indem der Kampf ums Dasein sich auf dem isolirten Gebiete nothwendig anders gestaltet, als an irgend einem andern Orte. Wie ungemein wichtig aber die Beziehungen von Organismus zu Organismus sind, wie eine jede Veränderung in dieser Richtung zu Abänderungen und neuen Anpassungen führen muss, das hat Darwin eingehend nach-

gewiesen und, wie ich glaube, mit vollem Rechte nachdrücklich betont.

Es lässt sich aber leicht zeigen, warum die lebenden Bewohner isolirter Gebiete stets in ganz eigenthümlicher Mischung sich vorfinden. Einmal können solche Gebiete häufig Colonisten von verschiednen Seiten her erhalten und es treffen dann Arten zusammen, die früher fern von einander lebten. Wenn aber auch nur von einer Seite her Ansiedler eindringen können, das isolirte Gebiet also nur durch Arten bevölkert wird, welche auch früher schon beisammen gelebt haben, wie dies in der That vorkommt, so werden doch niemals alle Arten des Mutterlandes auf das neue Gebiet vordringen können, sondern stets nur einige von ihnen, diejenigen nämlich, welche im Stande sind, die trennende Schranke zu überwinden und auch von diesen wahrscheinlich nicht alle, sondern wiederum nur Einige, die ein glücklicher Zufall grade nach dem isolirten Gebiet hinführte.

Somit wird in jedem Falle das Zahlenverhältniss der Bewohner auf dem neuen Gebiete ein anderes sein müssen, als auf dem alten, und grade darin muss, wie DARWIN zeigte, ein mächtiger Anstoss zur Thätigkeit der natürlichen Züchtung, also zur Abänderung, liegen. So wandeln die zuerst eingewanderten Arten sich zum grössten Theil in neue Arten um, und spätere Eindringlinge finden dann neue Concurrenten, neue Feinde, neue Nahrungsobjekte und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass nirgends reicherer Anlass für die Thätigkeit der natürlichen Züchtung vorhanden ist, als auf isolirten Gebieten[1].

---

1) Nur scheinbar steht diese Ansicht in Widerspruch mit der Anschauung DARWIN's, nach welcher weit ausgedehnte, zusammenhängende Gebiete, z. B. Continente, besser geeignet sind zur Hervorbringung zahlreicher endemischer Arten, als kleine Insular-Gebiete, da Continente geologischen Veränderungen unterworfen sind, welche sie abwechselnd in eine Anzahl isolirter Gebiete auflösen und wieder zu einem einzigen Gebiete zusammenfügen können. Continente und isolirte Stationen sind nur in einem begrenzten Zeitraum Gegensätze.

Dies führt zu dem Schlusse, dass isolirte Gebiete durch die eigenthümliche Zusammensetzung ihrer Lebewelt häufiger den Process der natürlichen Züchtung anregen werden, als nicht abgeschlossene Gebiete. Es fragt sich nun weiter, ob nicht in der Isolirung ein Moment liegt, welches den einmal angeregten Process der Umwandlung wesentlich fördert und beschleunigt.

Man wird sehr leicht geneigt sein, dies zuzugeben, vielleicht sogar grade in einer Beförderung und Beschleunigung der natürlichen Züchtung die stärkste und wesentlichste Wirkung der Isolirung erblicken.

In diesem Sinne haben sich in der That mehrere ausgezeichnete Forscher, unter ihnen Darwin und Häckel ausgesprochen, seitdem durch Moritz Wagner die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gelenkt worden war.

Ich selbst war früher der gleichen Meinung, glaube aber jetzt, dass ich die Wirkung der Isolirung in dieser Richtung überschätzt habe. Nach eingehender Prüfung der Frage glaube ich jetzt nachweisen zu können, dass eine Förderung des Abänderungsprocesses durch Isolirung nur in sehr beschränktem Masse stattfindet, mag derselbe durch natürliche oder durch geschlechtliche Züchtung oder auch durch direkte Einwirkung äusserer Lebensverhältnisse eingeleitet worden sein.

Die Thätigkeit der natürlichen Züchtung, um mit dieser zu beginnen, beruht darauf, dass durch fortgesetzte Ausmerzung der minder gut angepassten Individuen die Kreuzung zwischen diesen und den besser angepassten von Generation zu Generation vermindert wird, bis sie schliesslich ganz aufhört. Geschieht dies auf einem abgeschlossenen (isolirten) Gebiet, so wird es lediglich von den dort massgebenden Momenten abhängen, wie viel Zeit oder wie viele Generationen die natürliche Züchtung zur Erreichung ihres vorgesteckten Zieles (*sit venia verbo!*) nöthig hat. Die Stärke der zu erreichenden Abänderung im Verhältniss zu dem zuerst vorhandenen Anfang derselben, die Zahl der damit versehenen Individuen

im Verhältniss zu denen, welchen sie fehlt, endlich die Wichtigkeit der zu erlangenden Veränderung und die Grösse des Vortheils, welchen die damit ausgerüsteten Individuen über die Andern gewinnen. Denn je mehr diese Letzteren durch ihren Mangel im Nachtheil sind, ein um so grösserer Procentsatz von ihnen muss bei jeder Generation ausgetilgt werden, um so schneller wird also die zu erzielende Eigenschaft herrschend werden können.

Anders, so könnte man denken, wenn das Gebiet, auf welchem dieser Process vor sich gehen soll, nicht isolirt ist, sondern steten Nachschüben von unveränderten Einwanderern offen steht. Hier wird mit jedem neuen Nachschub der Process verlangsamt werden, da dadurch die Zahl der unveränderten Individuen auf Generationen hinaus wieder vermehrt wird.

Die Schlussfolgerung ist richtig; fortwährende Nachschübe unveränderter Individuen müssen allerdings das Fortschreiten des Abänderungsprocesses wesentlich hemmen oder ganz sistiren. Der Fehler liegt in der Voraussetzung; es ist ein Irrthum, solche Nachschübe überall anzunehmen, wo eine offne Grenze vorliegt; sie werden nur unter ganz bestimmten Voraussetzungen stattfinden, nämlich nur dann, wenn das Stammgebiet zwar bereits vollständig mit der betreffenden Art besetzt ist, das Colonialgebiet aber noch nicht.

Nur in diesem Falle wird der Ueberschuss an Individuen, den jede neue Generation des Stammgebietes erzeugt, zum Theil wenigstens sich nach dem noch nicht vollständig bevölkerten Colonialgebiet hinwenden; wenigstens ist dieser Fall denkbar. Wir wissen nun aber, wie gross auch bei Arten mit sehr langsamer Vermehrung der jedesmalige Ueberschuss an Individuen ist, und wie rasch ein neues Gebiet von einer dahin eindringenden Art vollständig besetzt wird. So lange dies aber noch nicht der Fall ist, so lange noch jedes Individuum, welches auf dem neuen Gebiete geboren wird, mag es nun mehr oder weniger gut den neuen Lebensbedingungen angepasst sein, Aussicht hat, zu überleben und Nachkommen zu hinterlassen, so lange kann der Process der natürlichen Züchtung

überhaupt noch gar nicht oder doch noch nicht mit voller Energie beginnen; dies geschieht erst dann, wenn von jeder neuerzeugten Generation der grössere Theil zu Grunde gehen muss, weil der Raum etc. für ihn fehlt, d. h. erst dann, wenn auch das neue Gebiet vollständig von der Art besetzt ist.

Sobald aber dies geschehen ist, sobald muss auch das massenhafte Nachrücken von Individuen aus dem Stammgebiet aufhören. Es ist kein Grund mehr dafür vorhanden; der Individuen-Ueberfluss des Stammgebietes wird sich nicht nach einem Gebiete hinwenden, welches ganz ebenso vollständig, oder vielmehr übermässig besetzt ist, wie es selbst. Die Sache liegt dann ganz so, wie bei allen Arten von weiter, aber gleichmässiger, (nicht sporadischer) Verbreitung.

Dass bei solcher Verbreitungsweise nicht nur eine fortwährende Kreuzung unmittelbar benachbarter Individuengruppen stattfinden muss, sondern dass das gekreuzte Blut von einer Gruppe zur nächstfolgenden hinüber dringen und, wenn auch in grosser Verdünnung, doch schliesslich zu den am weitesten entfernten Gruppen hingelangen kann, ist theoretisch nicht zu bestreiten. Es fragt sich nur, wie weit dieses aus fernen Regionen eindringende Blut im Stande ist, den auf einem Theil des Verbreitungsgebietes durch indirekte Einwirkung veränderter Lebensbedingungen eingeleiteten Abänderungsprocess zu beeinflussen.

Um sich darüber ein Urtheil bilden zu können, ist es nöthig, zuerst festzustellen, in welcher Schnelligkeit und Stärke das Blut[1]) von einer beliebigen Individuengruppe nach irgend einer andern hingelangen kann. Es versteht sich, dass man dabei nur das mögliche Maximum zu erfahren sucht, die Voraussetzungen also so günstig wie möglich annehmen muss.

Gesetzt den Fall, eine Thierart, z. B. eine Landschnecke, habe sich, vom Nordosten herkommend, über Europa verbreitet;

---

1) Die Anwendung des Wortes »Blut« in diesem tropischen Sinn ist wohl um so eher gestattet, als es einer langen Umschreibung bedürfte, um den Begriff auf andre Weise auszudrücken.

das ganze Gebiet sei bereits vollständig und gleichmässig mit der Schnecke besetzt, es habe also ein jedes regelmässige Nachschieben von Individuen in der Richtung der ursprünglichen Wanderung vollkommen aufgehört. Denken wir uns alle Hindernisse, wie Gebirge etc., hinweg und nehmen an, dass das Gebiet eine ganz gleichmässige Besetzung mit der Schnecke gestatte, so wird auf jedem Punkte des Gebietes eine in sehr kleinen Schwingungen hin und her fluktuirende Bewegung der Individuen stattfinden. Die Weite dieser Schwingungen wird durch den Raum bezeichnet, welchen zwei in entgegengesetzter Richtung sich fortbewegende Individuen während der Dauer einer Generationsperiode durchmessen können und das ganze Gebiet liesse sich eingetheilt denken in eine grosse Anzahl von Zonen, von denen jede einzelne die Breite einer solchen lokomotorischen Schwingung besässe.

Nehmen wir nun an, dass die Individuenzahl in allen Zonen die gleiche sei, dass die Bewohner einer Zone sich bei jeder neuen Zeugung zur einen Hälfte mit Individuen der linken Nachbarzone kreuzten, zur andern Hälfte mit denen der rechten Nachbarzone, dass somit das durch Kreuzung mit Zone *I* in Zone *II* importirte *I*-Blut, nur eine einzige weitere Generation brauchte, um durch abermalige Kreuzung in stärkerer Verdünnung nach Zone *III* zu gelangen, so würde das Blut von Zone *I* (Einer-Blut) nach zehn Generationen in Zone *XI* angelangt sein und zwar in der Verdünnung von $\frac{1}{1024}$[1]; auch würde nur $\frac{1}{1024}$ der in Zone *XI* lebenden Individuen diesen geringen Bruchtheil Einer-Blut dem reinen Elfer-Blut beigemischt enthalten. In jeder folgenden Generation würde dann ein immer kleinerer Bruchtheil Einer-Blut dem bereits vorhandenen hinzugefügt werden, da inzwischen die Zone *I* selbst nicht mehr reines, sondern in Folge der Gegenströmung, gemischtes Blut enthält.

---

1) Die Rechnung beruht auf der einzig möglichen, wenn auch für die meisten Fälle unrichtigen Voraussetzung, dass bei der Kreuzung zweier Individuen *A* und *B*, eine Nachkommenschaft entsteht, deren Blut aus $^1/_2$ *A*- und $^1/_2$ *B*-Blut zusammengesetzt ist.

Es wäre möglich, eine allerdings etwas complicirte Progressionsformel aufzustellen, welche den präcisen Ausdruck für die langsam fortschreitende Vermischung des Blutes aus allen Zonen angäbe. Mit ihrer Hülfe liesse sich berechnen, wie viele Generationen dazu gehörten, um eine vollständig gleichmässige Mischung des Blutes aus einer bestimmten Anzahl von Zonen herbeizuführen. Die Rechnung würde den Process veranschaulichen, durch welchen eine in der Variabilitätsperiode befindliche Art allmälig die Constanz erreicht. Im vorliegenden Falle würde jedoch die Aufführung mathematischer Formeln wenig Nutzen haben, da die Prämissen zu willkürlich angenommen werden müssten und es auch nicht darauf ankommt, die Zeitdauer zu bestimmen, welche der Vermischungsprocess bis zu seinem Ende erfordert. Gewiss ist, dass bei völliger Gleichheit der Lebensbedingungen in allen Zonen etwa vorhandene Variationen nach einer sehr grossen Anzahl von Generationen verschwinden und in eine gleichartige Constanzform zusammenschmelzen müssten.

Verändern wir aber die Voraussetzungen und nehmen an, dass ein Theil *B* des Gebietes, z. B. der südliche, etwas veränderte Lebensbedingungen darbiete, welche den Process der natürlichen Züchtung anregen, indem sie irgend eine kleine Abänderung bevorzugen. Sehen wir von dem immerhin möglichen Fall, dass diese nützliche Abänderung anfänglich nur in einigen wenigen Individuen unter Millionen sich finde, gänzlich ab und setzen den für unsere Beweisführung weniger günstigen Fall, dass in jeder Zone von vorn herein die auf dem Gebiete *B* nützliche Abänderung bei einem gewissen Procentsatz der ganzen Individuenmasse vorhanden sei und gleichmässig über das Gebiet *A* und *B* verbreitet sei, so dass also eine jede Zone des Letzteren z. B. 10 % solchermassen abgeänderter Individuen enthalte.

Stellen wir uns einen Augenblick das Gebiet *B* gegen *A* isolirt vor, so würde Niemand zweifeln, dass der Process der natürlichen Züchtung im Stande wäre, die 10 % abgeänderter Individuen im Laufe einer Reihe von Generationen auf 100 %

zu erhöhen. Die Schnelligkeit, mit welcher dieses Ziel erreicht würde, hinge davon ab, welcher Procentsatz der von jeder Generation erzeugten Abgeänderten überlebte. Setzen wir die Zahl der Bewohner einer Zone $= Y$, so würde diese Zahl vor Beginn des Processes sich aus $\frac{y}{10}$ Individuen mit der nützlichen Abänderung und aus $\frac{9\,y}{10}$ Individuen ohne dieselbe zusammensetzen. Vermehrte sich die Zahl der Individuen bei jeder Generation auf das Doppelte, also $2\ Y$ (eine sehr bescheidne Annahme) und pflanzte sich jedes Individuum nur ein einziges Mal in seinem Leben fort, so müsste also von jeder Generation die Hälfte zu Grunde gehen, da nicht mehr als Y Individuen in jeder Zone leben können. Wenn nun von den abgeänderten Individuen jedesmal nur $^1/_4$ zu Grunde ginge, $^3/_4$ aber am Leben blieben, so würde schon nach sechs Generationen die vollständige Verdrängung der primären Form erreicht werden.

Kehren wir nun zu der ursprünglichen Annahme zurück, nach welcher das Gebiet B mit den veränderten Lebensbedingungen kein isolirtes ist, sondern in seiner ganzen Breite mit dem übrigen Verbreitungsgebiet A zusammenhängt, so dass also die letzte Zone von A unmittelbar an die erste von B stösst. In wie fern würde dadurch der Process der natürlichen Züchtung z. B. in Zone 10 B verändert werden?

Unter den obigen Voraussetzungen offenbar gar nicht, da er in sechs Generationen beendet sein würde, eine Störung und Verlangsamung durch Kreuzung vom Gebiete A her aber erst in der 10 ten Generation eintreten könnte. Indessen ist die Annahme, dass immer $^3/_4$ der erzeugten abgeänderten Individuen erhalten bleiben, eine willkürliche und ausserdem ist der Process nicht immer schon als beendet anzusehen, wenn alle Individuen eine zuerst nur Wenigen eigene kleine Eigenthümlichkeit erlangt haben, sondern der Process kann dann noch lange fortdauern, indem er den anfänglich nur schwach angedeuteten Charakter schärfer ausprägt.

Sehen wir also ganz von der Dauer des Vorgangs ab. Zehn Generationen nach Beginn desselben wird durch Kreuzung von einer

Zone nach der andern zuerst Blut aus dem Gebiete A nach Zone 10 B gelangen und zwar in der Verdünnung von $\frac{1}{1024}$ und bei nur $\frac{y}{1024}$ Individuen. Es ist wohl sehr unwahrscheinlich, dass diese ungemein geringe Beimischung bei einem so kleinen Theil der Bevölkerung irgend einen Einfluss ausüben sollte. Wenn die nützliche Abänderung im Stande ist $^{9}/_{10}$ der Bevölkerung allmälig zu überwinden, so wird es geradezu Nichts ausmachen, ob sie $\frac{1}{1024}$ mehr oder weniger zu überwinden hat.

Wem aber dies nicht einleuchtet, der wird es wenigstens für eine weiter entfernte Zone zugeben, z. B. für die zwanzigste, wohin das Blut aus der letzten Zone des Gebietes A nach zwanzig Generationen gelangt und zwar nach unsrer Rechnungsweise in einer Verdünnung von $\frac{1}{524{,}288}$ und dies zwar bei demselben Bruchtheil der Gesammtbevölkerung der Zone.

Dabei ist nicht zu vergessen, dass unsre Voraussetzungen bei Weitem zu günstig waren; es wird niemals vorkommen, dass die Individuen einer Zone sich nur mit denen der Nachbarzonen vermischen, sondern sie werden sich auch unter einander kreuzen, mithin wird fremdes Blut länger als nur eine Generation brauchen, um durch eine Zone nach der folgenden hindurchzugehen, ganz abgesehen davon, dass ein so regelmässiges Fortschreiten in derselben Richtung ebenfalls in Wirklichkeit nicht vorkommen wird.

Dass wir aber bei einem einigermassen grossen Verbreitungsgebiet eine sehr grosse Anzahl solcher lokomotorischer Zonen, nicht Hunderte, sondern Tausende, annehmen dürften, wird wohl durch das Beispiel einer Landschnecke am anschaulichsten.

Somit darf es wohl als erwiesen angesehen werden, dass das auf das Abänderungsgebiet B eindringende A-Blut auf den Process der natürlichen Züchtung in den von der Grenze weiter entfernten Zonen durchaus keinen Einfluss mehr auszuüben im Stande ist. In welcher Entfernung dieser Einfluss faktisch (nicht mathematisch!) gleich Null wird, das wird von der Energie abhängen, mit welcher

die natürliche Züchtung zu Werke geht, wesentlich also von der Schnelligkeit der Vermehrung der betreffenden Art. Wenn die Individuenzahl jeder Zone (Y) sich in jeder Generation auf das Zehnfache vermehrt, statt, wie wir annahmen auf das Doppelte, so werden 9 *Y* von den 10 *Y* jedesmal zu Grunde gehen müssen und in Zone 10 z. B. würden dann diesen 9 *Y* gegenüber das $\frac{y}{1024}$tel (die Zahl der Individuen, welche durch Kreuzung $\frac{1}{1024}$ *A*-Blut enthalten) noch mehr verschwinden.

Wie aber verhält es sich in den Zonen, welche zunächst in das Gebiet *A* anstossen? z. B. in Zone *I B?*

Hier wird ohne Zweifel der Kampf der beiden Parteien viel langwieriger verlaufen, da von jeder neuen Generation sich stets die eine Hälfte mit Individuen aus der angrenzenden Zone *I A* kreuzt. Die Partei der Abgeänderten wird nur langsam den Sieg über die stets von aussen neuen Zuzug erhaltende Partei der Nichtabgeänderten erringen können. Wenn indessen — was in der Natur nur selten vorkommen mag — die äussern Lebensbedingungen auf der einen und der andern Seite der Grenze ganz plötzlich andere werden, wenn also in Zone *I B* die Abgeänderten, in Zone *I A* die Nichtabgeänderten einen entschiednen Vortheil im Kampfe ums Dasein haben, so kann kein Zweifel sein, dass trotz der fortwährenden Kreuzung zwischen beiden Zonen doch zuletzt die Abgeänderten auf der *B*-Seite, die Nichtabgeänderten auf der *A*-Seite die Alleinbewohner würden, vollständig allerdings erst dann, wenn die Abänderung sich gesteigert, die Unterschiede zwischen beiden Parteien sich zu Artunterschieden gestaltet und damit also die stete Kreuzung ein Ende erreicht hätte[1].

---

1) In Bezug auf diesen Punkt ist die Umwandlungsgeschichte von *Planorbis multiformis* von grossem Interesse. Daraus nämlich, dass verschiedne Arten von *Pl. m.* in einer Schicht beisammen liegen ohne alle verbindende Zwischenformen, während sie doch nachweislich beide von derselben Stammform sich herleiten, lässt sich mit Bestimmtheit schliessen, dass die Kreuzung zwischen den Varietäten der variabel gewordenen Stammart aufhörte, sobald die Verschiedenheit einen gewissen Grad erreicht hatte. Wäre dies nicht der Fall gewesen, so hätte niemals eine Art sich in zwei neue an ein und

Solange dies nicht geschehen ist, wird in den beiden Grenzzonen eine Mischrace leben und falls die äussern Lebensbedingungen nicht mit einer scharfen Grenze sich ändern, sondern allmälig, muss diese Mischrace allmälig eine constante Form erlangen und stellt dann eine geographische Mittelform vor.

Ueber wie viele Zonen sich diese Mittelform erstrecken wird, das muss einmal von der rascheren oder mehr allmäligen Aenderung der äussern Lebensbedingungen abhängen, dann aber auch von der Energie, mit welcher der Process der natürlichen Züchtung vor sich geht. Es wird nicht gleichgültig sein, ob die nützliche Abänderung in jeder Generation den Ausschlag gibt, wer untergeht und wer überlebt, oder nur bei jeder zehnten oder zwanzigsten Generation, beim Eintritt ungewöhnlicher Nothstände etc.

Aus diesen theoretischen Betrachtungen ergibt sich demnach, dass im Allgemeinen der Mangel der Isolirung durchaus nicht im Stande ist, das Zustandekommen einer Abart durch natürliche Züchtung zu verhindern oder auch nur zu verzögern, dass aber in den meisten solchen Fällen eine geographische Mittelform sich bilden muss.

Es sind indessen auch Fälle denkbar, in welchen allerdings der Mangel der Isolirung ein Hemmniss für die natürliche Züchtung sein wird. Es sind dies solche Fälle, bei welchen das neue Gebiet mit veränderten Lebensbedingungen so klein ist, dass es nur als eine oder wenige lokomotorische Zonen betrachtet werden muss.

Die absolute Breite der lokomotorischen Zonen wird bei jeder Art eine andere sein, je nach der Schnelligkeit ihrer Ortsbewegung und ihren Lebensgewohnheiten, dem Fehlen oder Vorhandensein eines Wandertriebes u. s. w.; bei Schnecken muss sie klein, bei schnell fliegenden oder wandernden Vögeln sehr gross sein. Ein

---

demselben Orte spalten können. So stimmt also die direkte geologische Ueberlieferung vollkommen mit den Resultaten überein, welche die physiologischen Erfahrungen über Kreuzung geliefert haben.

und dasselbe Verbreitungsgebiet wird sich in eine Unzahl von Zonen oder in eine einzige, oder wenige eintheilen, je nach den lokomotorischen Eigenschaften der in Betracht kommenden Art.

Bei sehr grosser Breite der Lokomotions-Zonen wird es vorkommen können, dass ein neues Gebiet, auf welches die Art einwandert, so klein ist, dass es in seiner Totalität nur eine einzige Zone, oder gar noch weniger bildet und dann treten die angedeuteten Verhältnisse ein, das Coloniegebiet verhält sich gegen die angrenzende Zone des Stammgebietes wie Zone *I B* unseres theoretischen Beispiels zu Zone *I A*, d. h. nur bei einer sehr grossen Energie des Processes der natürlichen Züchtung wird es möglich sein, dass neue Charaktere sich feststellen; grade in den meisten solchen Fällen aber wird diese Energie eine geringe sein, weil unmittelbar und mit offner Grenze an einander stossende Gebiete nur selten sehr bedeutend abweichende Lebensbedingungen darbieten, und dann wird die fortwährende Kreuzung mit den Individuen der Nachbarzone allerdings die schwache Neigung zu einer Abänderung im Keime ersticken.

Beispiele anzuführen ist ungemein schwer, da uns jeder Massstab fehlt, um in einem gegebenen Fall darüber urtheilen zu können, ob die äussern Lebensbedingungen derart verändert sind, dass sie auf eine bestimmte Art umwandelnd einwirken müssen. Doch ist der Versuch vielleicht nicht unnützlich, einige bekannte Thatsachen nach den eben gewonnenen Principien zu beurtheilen.

Im Allgemeinen besitzen oceanische Inseln eine eigenthümliche Thier- und Pflanzen-Bevölkerung, welche darauf hinweist, dass hier die äussern Lebensbedingungen für alle noch weiterhin dort eindringende Arten veränderte sind. Wenn sie nahe dem Lande liegen, so sind sie zwar für viele ihrer Bewohner als isolirte Gebiete zu betrachten, nicht aber für solche, welche ihr Flugvermögen befähigt, nach Gefallen die Insel zu besuchen und wieder zu verlassen. Für viele Vögel also sind solche Inseln nicht isolirte Gebiete und müssen, wenn sie von geringer Ausdehnung sind, als eine lokomotorische Zone der betreffenden Art betrachtet werden,

welche mehr oder minder unmittelbar — je nach der Breite des trennenden Meeresarmes — an die benachbarte Zone des Festlandes anstösst.

Wir müssten nun erwarten, dass auf solchen Inseln die meisten Vögel nicht abgeändert hätten, trotzdem die äussern Lebensbedingungen auch für sie etwas verändert sein müssen und diese Erwartung wird gerechtfertigt z. B. durch die Vogelfauna der Canaren und Madeira's. Obwohl auf diesen Inseln eine solche Fülle von endemischen Arten aus andern Thiergruppen (z. B. Landschnecken) sich vorfindet, so sind die Vogelarten mit einer einzigen Ausnahme dieselben, wie auf dem benachbarten Continent[1].

Weit vom Festland entfernte Inseln müssen auch für viele Vögel als isolirte Stationen gelten, und dem entsprechend finden wir auf den Gallapagos-Inseln unter 26 Landvögel-Arten 21 endemische, während von den elf dort beobachteten Seevögeln nur zwei den Eilanden ausschliesslich angehören.

Beide Fälle indessen sind nicht ganz rein, denn die Nichtabänderung der meisten Seevögel auf den Gallapagos kann nicht mit Sicherheit allein dem Umstande zugeschrieben werden, »dass Seevögel leichter und häufiger als Landvögel nach diesen Eilanden gelangen« (Darwin a. a. O. S. 418), sondern sie kann zum Theil wenigstens auch davon abhängen, dass für Seevögel die Lebensbedingungen auf diesen Inseln viel weniger veränderte sind, als für Landvögel. Die Arten der Ersteren werden sich ungefähr in demselben Zahlenverhältniss dort zusammenfinden, wie anderswo z. B. an den südamerikanischen Küsten, das Zahlenverhältniss der Landvögel aber muss wegen der für sie schweren Zugänglichkeit der vom Continent weit entfernten Inseln ein ganz anderes sein, als in ihrer ursprünglichen Heimath.

In ähnlicher Weise steht es auch frei, zu bezweifeln, ob auf den Canaren und Madeira die Lebensbedingungen für dort einwan-

---

1) Nach Darwin's Angaben in »Entstehung d. Arten«. 4. deutsche Auflage. S. 418.

dernde Arten hinreichend veränderte waren, um den Anstoss zu Abänderungsprocessen geben zu können, da hier — wie DARWIN schon hervorgehoben hat — Vogelarten sich zusammengefunden haben, »welche schon seit langen Zeiten in ihrer früheren Heimath mit einander gekämpft haben und einander angepasst sind«.

Dass indessen sowohl die Landvögel der Canaren, als die Seevögel der Gallapagos doch leichten Veränderungen der Lebensbedingungen unterworfen sein müssen, macht der Umstand wahrscheinlich, dass von Ersteren eine, von Letzteren zwei Arten wirklich abgeändert haben. Es stimmt dies gut mit unserer Theorie, nach welcher auf kleinen, nicht isolirten Gebieten nur dann neue Formen durch natürliche Züchtung geschaffen werden können, wenn dieser Process sehr energisch vorgeht. Dass dies in diesem Fall nur bei wenigen Arten, gewissermassen ausnahmsweise geschah, kann nach obigen Betrachtungen nicht Wunder nehmen.

Man wird aber vielleicht an diesem, wie schon an früheren Orten, wo ich dem Process der natürlichen Züchtung eine wechselnde Energie zuschrieb einwerfen, dass die Energie dieses Vorgangs sich überhaupt nicht beurtheilen lasse, weil der Process nur erschlossen, noch niemals aber beobachtet worden sei, dass die Energie desselben vielleicht bei weitem zu hoch angeschlagen werde, wenn man ihr zutraue, wie ich dies oben in dem theoretischen Beispiel gethan habe, dass sie im Stande sei, eine Minorität von $^1/_{10}$ allmälig zur Herrschaft gelangen zu lassen und zur völligen Verdrängung der übrigen $^9/_{10}$.

Ich gehe auf diesen Punkt um so lieber ein, als in neuester Zeit auch DARWIN diese Frage berührt und sich in dem Sinne ausgesprochen hat, dass in der Regel nur solche Abänderungen Aussicht hätten, zur Herrschaft zu gelangen, welche von vorn herein n i c h t n u r b e i e i n e m o d e r w e n i g e n I n d i v i d u e n, s o n d e r n b e i e i n e r g r ö s s e r e n A n z a h l v o n i h n e n s i c h v o r f ä n d e n.

Man kann dies zugeben, besonders wenn man dabei an den gewöhnlichen Grad individueller Unterschiede denkt, ohne aber dabei aus dem Auge zu verlieren, dass viel hochgradigere Abwei-

chungen plötzlich aufzutreten pflegen und dann der Erfahrung gemäss an einem einzelnen Individuum unter Millionen. Dass aber auch solche — wie der Systematiker sie nennt — Aberrationen, wenn sie ihrem Träger von Vortheil sind, zur Herrschaft gelangen und die gewöhnliche Form verdrängen können, dafür lassen sich gewichtige Belege beibringen und grade diese Form des Ausleseprocesses ist es, welche zeigt, bis zu welcher Energie derselbe sich steigern kann.

An den Process der gewöhnlichen natürlichen Züchtung kann man sich hier allerdings nicht halten, nicht blos, weil derselbe nie direkt beobachtet werden konnte, sondern vor Allem deshalb, weil wir niemals mit Sicherheit erschliessen können, von welcher Form der Process ausgegangen ist; wir sehen nur das endliche Produkt des Vorganges und wenn nach diesem eine nächstverwandte Art ganz wohl als Stammform aufgefasst werden kann, so fehlt doch stets der Nachweis, dass sie es wirklich ist, und die Möglichkeit bleibt übrig, dass beide Arten von gemeinsamer Wurzel herkommen, also nicht im Verhältniss der Descendenz zu einander stehen.

Diese Möglichkeit nun lässt sich in einigen wenigen Fällen von geschlechtlicher Züchtung ausschliessen.

Bekanntlich hat Wallace zuerst an gewissen *Papilioniden* des malayischen Archipels jenen merkwürdigen *Polymorphismus* entdeckt, der sich darin äussert, dass eine Art mehrere in Farbe und Zeichnung, nicht selten auch in der Gestalt stark abweichende Weibchen besitzt, ohne dass Zwischenformen sie verbänden. Wenn nun die eine Form des Weibchens — wie dies meist der Fall ist — mehr oder weniger vollständig dem Männchen gleicht, die andere aber bedeutend von diesem abweicht, so berechtigt uns dies, die Letztere als die genetisch jüngere Form von der Ersteren abzuleiten.

Einem solchen, grade zur Klarlegung der hier zu besprechenden Frage ganz besonders günstigen Fall hat der ausgezeichnete amerikanische Forscher Walsh [1]) mitgetheilt. Er betrifft den *Papilio*

1) Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia. Jan. 1863.

Turnus, einen unserm Schwalbenschwanz, *Pap. Machaon*, ähnlichen, im ganzen gemässigten Nordamerika häufigen Schmetterling. Es finden sich bei ihm zwei Formen von Weibchen, deren eine, gelbe, die nördlichen Theile des gemässigten Nordamerikas bewohnt, während die andre, schwarze Form in den südlicheren Gegenden allein dominirt. In den dazwischen liegenden Regionen, und zwar vom 37 bis 42 Grad nördlicher Breite kommen beide Formen von Weibchen vor und man hat aus ein und derselben Brut beiderlei Formen erhalten.

Wir haben also hier ein weites Gebiet, auf dessen nördlicher Hälfte die eine, auf dessen südlicher die andere Form dominirt und wir können mit Sicherheit annehmen, dass die eine aus der andern hervorgegangen ist, können sogar mit Bestimmtheit die gelbe, nördliche Form als die primäre bezeichnen, da sie dem Manne vollkommen gleicht, die andere, schwarze Form aber als die sekundäre.

Die Entstehung dieser Letzteren kann man sich wohl nicht anders vorstellen, als dass zu einer Zeit, in welcher *Pap. Turnus* bereits eine weite, vielleicht schon seine jetzige Ausbreitung besass, aus irgend welcher, uns unbekannter Ursache die schwarze Form der Weibchen als vereinzelte Varietät auftrat und nun dadurch, dass sie durch irgend einen Umstand im Vortheil über ihre Rivalin war, diese allmälig überwand und schliesslich auf einem ziemlich grossen Gebiet ganz verdrängte.

Da nun dieser Verdrängungsprocess mit einem oder sehr wenigen Individuen begonnen haben muss, und zwar auf einem Gebiete, welches für den grossen, schnellfliegenden Falter in keiner Weise als isolirt betrachtet werden kann, so dürfte es wohl schwer sein, einen besseren Beweis beizubringen für die Alles überwindende Energie, mit welcher solche Ausleseprocesse in der Natur vor sich gehen können. Ein oder wenige schwarze Weibchen standen hier anfänglich Millionen von gelben gegenüber und haben schliesslich dennoch den Sieg über sie davongetragen.

Man wird vielleicht einwerfen, dass die schwarze Form von vornherein gleich in Tausenden von Individuen könne aufgetreten sein, oder dass sie sich durch allmälige Zunahme des Schwarz auf den Flügeln der gelben Form könne gebildet haben.

Beide Möglichkeiten sind indessen zurückzuweisen. Die Letztere deshalb, weil Zwischenformen zwischen den gelben und schwarzen Weibchen vollständig mangeln [1], nothwendig aber vorhanden sein müssten, wenn die gänzliche Verdrängung der gelben Grundfarbe durch das Schwarz allmälig stattgefunden hätte. Sie müssten zum mindesten in dem Grenzbezirke der beiderseitigen Verbreitungsgebiete vorkommen.

Indessen spricht auch die Färbung der Flügel selbst gegen eine solche Annahme. Die schwarzen Längsstreifen der gelben Form finden sich nämlich auch bei der schwarzen Form und zwar keineswegs verbreitert und die dunkle Totalfärbung rührt von einer Umwandlung der gelben Grundfarbe in einen schwarzen, fein braun getüpfelten Grund her. Die schwarzen Weibchen — schon seit dem vorigen Jahrhundert als *Papilio Glaucus L.* bekannt — sind gewissermassen melanotisch gewordene gewöhnliche *Turnus*-Weibchen.

Ausser der melanotischen Gesammtfärbung unterscheiden sie sich noch durch mehrere Verschiedenheiten der Zeichnung auf der Ober- und Unterseite, alle aber der Art, wie sie auch sonst bei den sog. Aberrationen von Schmetterlingen vorkommen. Es ist aber kein einziger Fall jemals bekannt geworden, wo eine Aberration massenweise aufgetreten wäre, und so darf wohl auch die Annahme, dass die schwarze Weibchenform des *Pap. Turnus* gleich zu Hunderten oder Tausenden aufgetreten sei, als unhaltbar zurückgewiesen werden.

Worin nun die Nützlichkeit der melanotischen Färbung für ihre Trägerinnen lag oder liegt, ist für die Frage, welche uns hier

---

1) WALSH hebt hervor, dass er unter Tausenden von Exemplaren niemals intermediäre Varietäten zwischen diesen Formen gesehen oder auch nur von solchen gehört habe. A. a. O.

beschäftigt, eigentlich gleichgültig, doch möchte ich auch diesen Punkt mit einigen Worten berühren. Vor Allem muss betont werden, dass der Sieg der Schwarzen hier durch keine andre Annahme erklärt werden kann, als eben durch diese Nützlichkeit der schwarzen Färbung. Wollte man auch ein Ueberwiegen in der Vererbung der einmal vorhandnen schwarzen Form annehmen, so würde zwar daraus die Majorität der schwarzen Form hervorgehen, niemals aber ein gänzliches Verschwinden der gelben.

Wallace ist der Ansicht, dass die eine Form für die Lebensbedingungen des Nordens, die andre für die des Südens günstiger sei, er hält es für »in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Existenz von Feinden und von rivalisirenden Lebeformen die hauptsächlich bestimmenden Einflüsse abgeben«, kurz er nimmt an, dass die schwarze Form durch natürliche Züchtung entstand.

Ich möchte es für wahrscheinlicher halten, dass es sich hier um einen Fall von geschlechtlicher Züchtung handelt, und zwar deshalb, weil hier weder ein Fall von *Mimicry* vorliegen kann, noch, nach meiner Ansicht wenigstens, die dunklere Färbung dem grossen, leicht sichtbaren Schmetterling irgend einen Schutz gewähren kann. Da nun die Unterschiede zwischen den beiden Weibchenformen rein morphologischer Natur sind, indem auch bei der Unterseite von einer Anpassung an die Umgebung nicht die Rede sein kann, so bleibt, da ein Ausleseprocess stattgefunden haben muss, nur die Annahme geschlechtlicher Züchtung übrig und ich möchte daher den Sieg der schwarzen Weibchen aus einer ihnen zu Theil gewordenen Bevorzugung der Männchen herleiten.

Es ist dies übrigens nicht nur einer der vielen Fälle, über die man verschiedner Ansicht sein kann, sondern auch einer der wenigen, welche einige Aussicht auf dereinstige Lösung bieten. Denn sollte die hier geltend gemachte Ansicht die richtige sein, so würde der Kampf zwischen Schwarzen und Gelben nicht aufhören können, und man müsste nach Ablauf einiger Jahrhunderte ein weiteres Zurückweichen der Gelben beobachten können.

Der Fall von *Pap. Turnus* lehrt uns den Ausleseprocess in einer Energie kennen, welche auch das stärkste Hinderniss einer unausgesetzten Kreuzung mit der abgeänderten Form überwindet und für welche der Schutz lokaler Isolirung nicht nur unausführbar, sondern auch überflüssig ist; er beweist, dass die Annahme des oben aufgestellten theoretischen Beispiels, nach welchem bei Beginne des Ausleseprocesses $^9/_{10}$ Nichtabgeänderte einem Zehntel abgeänderter Individuen gegenüberstand, jedenfalls keine übertriebene war. Je geringer aber die Zahl der mit nützlicher Abänderung versehenen Individuen gegenüber der der Andern im Beginn des Processes angenommen werden darf, um so unbedeutender erscheint die geringe Beimischung nicht abgeänderten Blutes, welche durch Kreuzung (bei mangelnder Isolirung) vom Gebiete *A* her in die entfernteren Zonen des Gebietes *B* eindringt.

Es ist hier der Ort, auf den Begriff der Isolirung noch einmal zurückzukommen.

Wir sahen oben, dass das Blut von Zone *I* durch Kreuzung die folgenden Zonen nur in grosser Verdünnung erreicht und zwar nach der Formel $\frac{1}{2^{x-1}}$, wo x die Zonenzahl bezeichnet und zwar nur bei einer in derselben Progression abnehmenden Individuenzahl, also in Zone x bei $\frac{y}{2^{x-1}}$ (y = Gesammtzahl der Individuen der Zone). Danach wird also das Blut von Zone *I*, wenn es zuerst nach Zone *XI* gelangt, nur bei $\frac{1}{1024}$ der Individuen, und zwar in einer Verdünnung von $\frac{1}{1024}$ vorhanden sein.

Denken wir uns nun, die Zonen folgten sich nicht ganz regelmässig auf einander, es befinde sich z. B. zwischen Zone *XI* und *XII* ein für die Art unbewohnbares Gebiet, etwa von der Breite einer einzigen Zone. Offenbar würde sofort dadurch der weitern Verbreitung des *I*-Blutes ein fast unüberwindliches Hinderniss in den Weg gestellt. Eine direkte Kreuzung zwischen Zone *XI* und *XII* könnte in der betreffenden Generation nicht mehr stattfinden.

Zwar würden vielleicht einzelne Individuen oder ihre Keime (Eier) im Laufe der folgenden Generationen nach Zone *XII* gelangen, aber es würde dies sicher nicht von der ganzen Hälfte der Bewohner dieser Zone geschehen, und nur wenn die Hälfte der *XI*er sich mit der Hälfte der *XII*er kreuzen, gelangt $\frac{1}{2048}$ stel *I*-Blut in $\frac{1}{2048}$ der Gesammtmasse der *XII*er Bewohner! Nehmen wir an $\frac{1}{1000}$ der *XI*er werde schon in der folgenden Generation nach der durch einen freien Zwischenraum getrennten Zone *XII* verschlagen, so muss es doch zum mindesten sehr zweifelhaft erscheinen, ob unter diesem Tausendstel sich auch nur ein einziges Individuum befindet, welches *I*-Blut enthält, da in Zone *XI* selbst nur $\frac{1}{1024}$ der Individuen solches Blut beigemischt enthielt. Gesetzt aber es sei so, so würde das Individuum mit $\frac{1}{1024}$ *I*-Blut nur eine ganz verschwindend kleine Wirkung auf die Blutmischung der Zone *XII* ausüben können.

Denken wir uns nun mehrere solche Unterbrechungen zwischen einzelnen Zonen, so ist es klar, dass eine Verbreitung des Blutes aus Zone *I* z. B. nach Zone 100 nur mit unendlicher Langsamkeit geschehen könnte, eine vollständige Gleichmischung des Blutes aller Zonen aber gradezu ein Ding der Unmöglichkeit wäre.

Dieser Fall tritt nun thatsächlich bei allen Arten ein, welche auf sporadischen Wohnplätzen über ein weites Gebiet, einem Archipelagus vergleichbar, zerstreut sind. Wenn solche Arten, wie z. B. die oben schon genannten Süsswasser-*Branchiopoden* auf ihren zahlreichen Wohnplätzen die gleichen Charaktere und den gleichen Grad von Constanz aufweisen, so dürfen wir mit voller Sicherheit schliessen, dass ihre Wanderung und Ausbreitung über einen grösseren Flächenraum zu einer Zeit begann, als sie ihre Constanz erreicht hatten[1]), denn ihre Wohnplätze

1) Oder auch, dass sie ihre Constanz bereits erlangt hatte, als ihre Wohnplätze aus einem weithin zusammenhängenden in viele kleine isolirte Gebiete sich umwandelten.

sind in Bezug auf Kreuzung als isolirte zu betrachten und sie müssten sich in eine Menge von Lokalvarietäten gespalten haben, wäre ihre Ausbreitung in die Zeit ihrer Variationsperiode gefallen. Man darf wohl annehmen, dass in diesem Falle in Zone 100 sowohl als in Zone *I* durch fortgesetzte intrazonäre Kreuzung längst Constanzformen entstanden wären, ehe nur der kleinste Bruchtheil *I*-Blut nach Zone 100 oder umgekehrt gelangt wäre.

Somit darf der Satz als festgestellt betrachtet werden, dass sporadische Wohnplätze in Bezug auf Kreuzung als isolirt zu betrachten sind und es ist diese Erkenntniss offenbar von Wichtigkeit für die Grösse der Wirkungen, welche wir der *Amixie* in der Variationsperiode zuschreiben dürfen. Sie wird uns erlauben, die Entstehung von Lokalformen mit rein morphologischen Unterschieden auch in solchen Fällen auf Rechnung der *Amixie* zu setzen, wenn die Isolirung nicht speciell nachgewiesen werden kann, und nur die Verbreitungsweise der Art im Allgemeinen als eine sporadische bekannt ist, wie eine solche z. B. grade sehr vielen der oben speciell als Beispiele vorgeführten Tagfalter zukommt. Wir werden sogar in solchen Fällen auf Abänderung durch *Amixie* schliessen dürfen, in welchen eine Isolirung heute als nicht vorhanden nachgewiesen werden kann, vorausgesetzt, dass die Natur der Abänderung selbst auf diese Ursache hinweist, und das jetzige Wohngebiet der betreffenden Lokalformen auf relativ kleine Theile eines grossen Ländergebietes beschränkt ist. Denn auf sehr grossen Gebieten wird nur selten eine Art so gleichmässig vertheilt sein, so überall dieselben gleich günstigen Lebensbedingungen vorfinden, dass nirgends unbewohnte Zwischenräume zwischen ihren Ansiedlungen bleiben. Dies kann aber genügen, um durch *Amixie* in der Variationsperiode indifferente Charaktere zu fixiren und Lokalformen zu bilden.

So bin ich sehr geneigt — um noch einmal auf diesen Fall zurückzukommen — die amerikanischen vikarirenden Arten des Distelfalters (*Vanessa cardui*) auf diese Weise entstanden zu denken.

Durch die Annahme, dass ein unbekannter Stammvater aller heutigen Distelfalter einen Theil von Amerika bewohnte, seine Ausbreitung über diesen Continent aber in eine Zeit fiel, in welcher er in der Umwandlung begriffen war, also eine grosse Variabilität besass, erklären sich die Thatsachen sehr einfach.

Die variable Stammart breitete sich über Amerika aus, blieb aber nicht überall in Continuität, so dass ihre Wohnplätze zum Theil gegen einander genügend isolirt waren, um sich gegenseitig in der Entwicklung zu einer eigenthümlichen Constanzform nicht zu stören. So entstanden mehrere Lokalformen in Amerika.

Dass auch in Europa sich eine solche Lokalform entwickelte (die *Vanessa cardui*) kann bei dem vor der Eiszeit breiteren und klimatisch weit günstigeren Zusammenhang zwischen dem amerikanischen und europäisch-asiatischen Continent weit weniger Wunder nehmen, als dass sich nicht auch hier mehrere Lokalformen gebildet und erhalten haben. Allein auch diese Thatsache erklärt sich einfach durch die Annahme eines amerikanischen Stammvaters; die Variationsperiode desselben ging ihrem Ende zu, als er seine letzte, die europäische Colonie gegründet hatte; diese Letztere erreicht früher ihre Constanzform, als sie im Stande war sich weit auszubreiten und neue isolirte Colonien zu gründen. Die weitere Ausbreitung der constant gewordenen *V. cardui* erfolgte dann während und nach der Eiszeit und die für alle Klimate passende Organisation dieses Falters erlaubte ihm, sich nicht nur über ganz Asien, Afrika und Europa zu verbreiten, sondern auch wieder rückwärts nach Amerika vorzudringen und diesen Continent bis über den Aequator hinaus zu bevölkern.

Auf diese Weise lässt es sich verstehen, dass derselbe sich jetzt in Amerika mit seinen nächsten Verwandten auf denselben Wohnplätzen vorfindet, mit *V. Huntera* von Canada bis Californien und Mexico, mit *V. Carye* in Californien und Mexico, mit *V. Aequatorialis* in den Anden von Quito, mit *V. Venezuelae Mz.* im Norden Südamerika's, und es könnte durchaus nicht über-

raschen, wenn der vikarirenden Arten des Distelfalters in Amerika noch mehrere wären[1]).

Wenn wir aber auch auf den Sandwich-Inseln, dem Festland von Australien und an vielen andern sehr entfernten Punkten unsere europäische *V. cardui* unverändert vorfinden, nirgends aber eine der amerikanischen Verwandten, so beweist uns dies, dass diese Letzteren nicht die Fähigkeit besitzen, sich allen möglichen Lebensbedingungen zu fügen.

So leite ich, diesmal in Uebereinstimmung mit MORITZ WAGNER, die Entstehung der vikarirenden Arten von *V. cardui* von der Isolirung her; aber nicht deshalb, weil alle Abänderungen nur mit Hülfe der Isolirung zu Stande kommen können, wie WAGNER meint, auch nicht deshalb, weil der Beweis, dass dieselben isolirte Stationen bewohnen, beizubringen wäre, sondern weil die Charaktere, durch welche dieselben sich von einander und von der *V. cardui* unterscheiden, zur Annahme nöthigen, dass sie durch *Amixie* in der Variationsperiode entstanden sind, und weil Isolirung solchen rein indifferenten Charakteren gegenüber sehr leicht eintritt, und deshalb unter den gegebenen Verhältnissen nicht ohne Wahrscheinlichkeit als einst vorhanden angenommen werden darf[2]).

Dass *Amixie* nur den Grund der heutigen Unterschiede zwischen den verschiednen Distelfaltern legte, eine weitere Ausbildung derselben durch geschlechtliche Züchtung vermuthet werden darf, wurde bereits oben gezeigt, dass aber geschlechtliche Züchtung allein die Ursache ihrer Entstehung wäre, wird dadurch sehr unwahrscheinlich, dass nur Amerika vikarirende Arten, und zwar deren mehrere, besitzt und das ganze übrige ungeheure Verbreitungsgebiet der *V. cardui* deren keine hervorgebracht hat.

---

1) In der That gibt KIRBY (*Synon. Cat. Diurn. Lep.* 1871) noch zwei weitere solche Arten für Südamerika an, HERRICH-SCHÄFFER (*Prodrom. Syst. Lepid.* 1870) sogar noch drei.

2) Der Unterschied in der Hypothese selbst, — abgesehen von ihrer Begründung — liegt vor Allem darin, dass WAGNER die *V. cardui* für den Stammvater der amerikanischen Abarten hält, während nach meiner Ansicht ein unbekannter, ausgestorbener Stammvater aller heute lebenden Distelfalter-Formen angenommen werden muss.

Schluss.

Die Resultate der Untersuchung über den Einfluss, welchen räumliche Isolirung auf die Entstehung neuer Arten haben kann, lassen sich etwa in folgender Weise zusammenfassen.

Die Isolirung wirkt einmal durch *Amixie* oder Kreuzungs-Verhinderung, sie verhindert die Kreuzung der isolirten Individuen mit denen des Stammgebietes. Daraus allein wird nun, wie gezeigt wurde, nur in dem einen Fall ein Anlass zur Abänderung, wenn die betreffende Art in der Periode der Variabilität auf isolirtes Gebiet geräth und die Abänderungen, welche unmittelbar daraus hervorgehen, können niemals grösser sein, als die Unterschiede zwischen den am meisten von einander abweichenden Variationen der Stammart. Nur rein morphologische Artcharaktere können auf diese Weise abändern, Charaktere, welche in irgend einer Weise von Bedeutung für die Existenzfähigkeit der Art sind, indem sie diese erhöhen oder herabsetzen, rufen die Einmischung der natürlichen Züchtung hervor und diesem mächtigen Faktor gegenüber verschwindet die schwächere Thätigkeit der *Amixie*. Entweder nämlich erhebt natürliche Züchtung ein und denselben neuen Charakter auf allen Wohngebieten zum herrschenden — dieses in dem Fall, wenn alle Wohngebiete die gleichen Lebensbedingungen darbieten —, oder sie begünstigt hier diesen, dort jenen Charakter, wenn die Lebensbedingungen auf den Wohngebieten verschieden sind. Im ersteren Falle hebt sie das Streben der *Amixie* auf, eine Ungleichheit herbeizuführen, im zweiten arbeitet auch sie auf eine Ungleichheit der verschiednen Coloniebewohner hin, aber gänzlich unabhängig von dem Zahlenverhältniss, in welchem die Variationen der Stammart auf dem Coloniegebiet vertreten sind, möglicherweise also grade in der entgegengesetzten Richtung, wie die *Amixie*. Die Wirkung dieser beruht darauf, dass die am zahlreichsten vor-

handene Variation auch den grössten Einfluss auf die neu zu schaffende Constanzform gewinnt, die natürliche Züchtung aber ist, wie gezeigt wurde, im Stande, Charaktere zu herrschenden zu machen, auch wenn dieselben anfänglich nur bei einer verschwindend kleinen Minorität von Individuen auftraten. Natürliche Züchtung annullirt somit vollständig den Process der *Amixie*.

Sehr wohl verträgt sich derselbe dagegen mit jenem Ausleseprocess, den Darwin als geschlechtliche Züchtung bezeichnet hat. Auch geschlechtliche Züchtung verändert in der Regel[1]) nur morphologische Charaktere, ist deshalb unabhängig vom Ort und hängt ausserdem in dem einen der ihn hervorrufenden Faktoren, der Geschmacksrichtung des wählenden Geschlechtes, von einer so biegsamen Grösse ab, dass er sehr wohl im Stande sein muss, an die verschiedenartigen Resultate der *Amixie* anzuknüpfen, hier diesen, dort jenen durch *Amixie* befestigten Charakter zu steigern und schärfer auszuprägen.

Da der Begriff der Isolirung sich auch auf die sporadische Verbreitungsweise der Arten ausdehnen liess, indem gezeigt wurde, dass schon eine relativ schmale Unterbrechung des Wohngebietes genügt, um die auf diese Weise getrennten Colonien zu selbstständiger durch Wechselkreuzung nur unerheblich gestörter Entwicklung gelangen zu lassen, so durften somit die meisten Lokalformen in ihrer ersten Entstehung auf *Amixie* zurückgeführt werden, es konnte jedoch bei keiner eine spätere Mitwirkung der geschlechtlichen Züchtung ausgeschlossen, sondern durfte im Gegentheil die Vermuthung aufgestellt werden, dass sehr häufig durch *Amixie* fixirte Charaktere Gegenstand der geschlechtlichen Züchtung werden mögen.

Während es für die Thätigkeit der *Amixie* gleichgültig erscheint, ob das betreffende Wohngebiet nur für die eine, grade in

---

1) Darwin hat gezeigt, dass sekundäre Geschlechtscharaktere zuweilen durch übermässige Entwicklung nachtheilig werden; so wird der Flug einiger Vögel durch allzu bedeutende Verlängerung von Schmuckfedern gehemmt, so der schnelle Lauf des Hirsches durch das mächtige Geweih u. s. w.

ihrer Variationsperiode befindliche Art, als isolirt zu betrachten ist, oder aber für die Mehrzahl aller Bewohner dieses Gebietes, beziehen sich andere Wirkungen der Isolirung nur auf diese letzteren, allgemein isolirenden oder »Insulargebiete«. Es wurde zu zeigen versucht, dass solche Gebiete einen jeden neuen Ansiedler in den meisten Fällen in veränderte Lebensbedingungen versetzen, vor Allem durch die eigenthümliche Zusammensetzung ihrer Bevölkerung. Sie bringt es mit sich, dass für jede einwandernde Art der Kampf ums Dasein sich verändert und gibt so den Anstoss zur Thätigkeit der natürlichen Züchtung, zur Erwerbung neuer Anpassungen. Somit darf behauptet werden, dass derartige Insular-Gebiete häufiger Anlass zu Abänderungen durch natürliche Züchtung geben werden, als gleich grosse, nicht isolirte Gebiete.

Dass jedoch dieser Process der Auslese, wenn er einmal angeregt ist, in irgend wesentlicher Weise durch die kreuzungsverhindernde Wirkung der Isolirung befördert, beschleunigt oder gar überhaupt erst ermöglicht werde, musste entschieden bestritten werden.

Dass Letzteres nicht der Fall ist, dass natürliche Züchtung nicht blos in Colonien, die von den übrigen Stammesgenossen getrennt leben, wirksam auftreten kann, lehrten jene Fälle, in welchen eine Art auf ein und demselben Wohngebiet sich in eine oder mehrere Arten umgewandelt hat, wie uns solche Abänderungsvorgänge in den geologischen Ueberlieferungen des Steinheimer Süsswassersees in mehrfacher Anzahl vorliegen.

Dass aber auch keine irgendwie wesentliche Begünstigung des Processes der natürlichen Züchtung in der lokalen Isolirung liegt, so wahrscheinlich dies auch auf den ersten Blick erscheinen mag, musste behauptet werden und zwar aus dem Grunde, weil bei vollständiger Besetzung zweier Gebiete durch eine Art ein fortwährendes Nachschieben von Individuen aus dem alten in das neue Wohngebiet nicht mehr stattfindet, eine Vermischung des Blutes von unveränderten mit dem der abändernden Individuen nur an der Grenze beider Gebiete vor sich geht, das Erstere nur

sehr langsam in das neue Wohngebiet vordringt und seine Verdünnung mit jedem weiteren Schritte vorwärts in enormem Masse, bis zu vollständigem Verlieren, zunimmt. Eine Begünstigung der natürlichen Züchtung durch Isolirung findet nur da statt, wo das isolirte Gebiet sehr klein ist, so dass dasselbe, falls es nicht isolirt, sondern in Continuität mit dem primären Wohngebiet der Art wäre, nur eine Lokomotions-Zone oder nur einen Bruchtheil einer solchen darstellen würde.

Somit kann nach meiner Anschauung die räumliche Isolirung nur auf zweierlei Weise die Abänderung alter und somit die Entstehung neuer organischer Formen veranlassen: einmal kann sie durch *Amixie* bei variabeln Arten auf jedem separirten Wohngebiete eine etwas abweichende Constanzform hervorbringen, — dies betrifft aber nur rein morphologische Charaktere — und dann kann sie durch Versetzung in beinahe immer veränderte Lebensbedingungen die Thätigkeit der natürlichen Züchtung anregen. Dieser Fall aber bezieht sich vorwiegend nur auf allgemein isolirende Gebiete.

Es fragt sich nun, ob diese beiden Wirkungsweisen hinreichen, um die auffallenden Erscheinungen in der Zusammensetzung von Insularfaunen zu erklären.

Bei dem Studium solcher Faunen setzt die relativ grosse Menge endemischer Arten in Erstaunen und leicht könnte es scheinen, als sei diese auffallende Thatsache durch die Wirkungen, welche hier der Isolirung zuerkannt wurden, nicht genügend aufgeklärt.

Man darf indessen nicht vergessen, dass in der Isolirung nicht nur Momente liegen, welche das Abändern begünstigen, sondern auch ein Moment, welches die weitere Ausbreitung der auf isolirtem Gebiete entstandenen Art sehr wesentlich beschränkt.

Wie immer auch die neue Art entstanden sein mag, sie wird in vielen Fällen auf das isolirte Gebiet beschränkt bleiben, auf welchem sie entstand, weil sie entweder gar nicht, oder nur in allzu geringer Anzahl auf anderes Gebiet gelangen kann. Man sage nicht, dass die Stammart ja das isolirte Gebiet erreicht habe,

folglich die dort entstandne neue Art auch den Weg rückwärts wieder finden müsse.

Einmal kommen hier die Veränderungen der Erdoberfläche mit in Betracht; was jetzt Insulargebiet ist, war häufig in einer früheren geologischen Periode in Continuität mit einem weitausgedehnten Wohngebiet. Wenn wir aber auch hiervon absehen und solche Fälle ins Auge fassen, wo isolirte Gebiete von vornherein isolirt waren — wie z. B. viele Koralleninseln der Südsee — so bleibt doch offenbar die Einwanderung der Stammart auf die von Ihresgleichen noch nicht bewohnte Insel weit leichter, als das Zurückwandern der abgeänderten Tochterart auf das von der Stammart bereits vollständig besetzte primäre Gebiet. In vielen Fällen werden allerdings einzelne Individuen sowohl in der einen, als in der andern Richtung über die trennende Schranke getragen werden können, aber nur in seltnen Fällen werden einzelne Individuen der Tochterart im Stande sein den Kampf ums Dasein mit der Stammart zu bestehen und sich auf dem von ihr bereits vollständig besetzten Stammgebiet wieder auszubreiten.

So nahe auch Corsica und Sardinien am italienischen Festland liegen — kann man sie doch mit blossem Auge von dort erkennen — so ist es doch keiner der endemischen Schmetterlingsarten dieser Insel gelungen, sich in einem Theil des Festlandes festzusetzen und die Stammart (oder besser: nächstverwandte Art) zu verdrängen. Auch eine so häufige Art, wie *Vanessa ichnusa* ist bisher noch niemals auf der italienischen Halbinsel gesehen worden und doch werden die im Mittelmeer herrschenden West- und Südstürme weit leichter Schmetterlinge von den Inseln nach dem Festland führen, als die seltnen und schwachen Ostwinde solche in umgekehrter Richtung fortreissen werden.

Bei weitem die meisten auf isolirtem Gebiete entstandenen Arten müssen deshalb auch endemische Arten bleiben und es ist dabei ziemlich gleichgültig, durch welche Einflüsse sie entstanden sind, ob durch *Amixie* in der Variationsperiode oder durch natürliche Züchtung, welche die Einwanderer der veränderten Lebens-

bedingungen des isolirten Gebietes anzupassen suchte. Die Abänderung kann sogar durch Einflüsse bedingt worden sein, welche gar nicht mit der Isolirung zusammenhängen, wie z. B. durch direkte Einwirkung physikalischer Lebensbedingungen oder durch den Process der geschlechtlichen Züchtung.

Man denke sich nur, dass in dem oben angeführten Beispiel des *Papilio Turnus*, die zweite, von der männlichen Form abweichende weibliche Form zuerst auf einer Insel im Meer aufgetreten sei, statt auf einem Punkte einer sehr grossen zusammenhängenden Ländermasse, wie Nordamerika sie darstellt, so würde sie dort die primäre Weibchenform verdrängt haben, aber eine insulare, endemische Form geblieben sein und wir würden dann denselben männlichen *Pap. Turnus* auf dem Festland mit einem ihm ähnlichen Weib, auf der Insel mit einem sehr abweichend gefärbten Weib antreffen.

Dass solche Fälle in Wirklichkeit vorkommen, dafür spricht der oben mitgetheilte Fall von *Pararga Meione* und *Xiphia*. Aber auch vom rein theoretischen Standpunkte aus lässt sich nicht einsehen, warum nicht auch auf isolirten Gebieten Aberrationen sollten auftreten und Gegenstand der geschlechtlichen Zuchtwahl sollten werden können. An der E n t s t e h u n g solcher Formen hätte dann die Isolirung keinen Antheil, sie würden ganz ebenso auch auf anderen Wohngebieten entstanden sein, wohl aber prägt sie ihnen den Charakter einer endemischen Art auf, indem sie ihre Verbreitung über das isolirte Gebiet hinaus verhindert.

So begünstigt die Isolirung einerseits in mehrfacher Weise die Entstehung neuer Arten und prägt ihnen andrerseits den Charakter endemischer Formen auf, indem sie ihre Ausbreitung von der Stätte ihrer Entstehung aus über andre Gebiete hin verhindert oder beschränkt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.